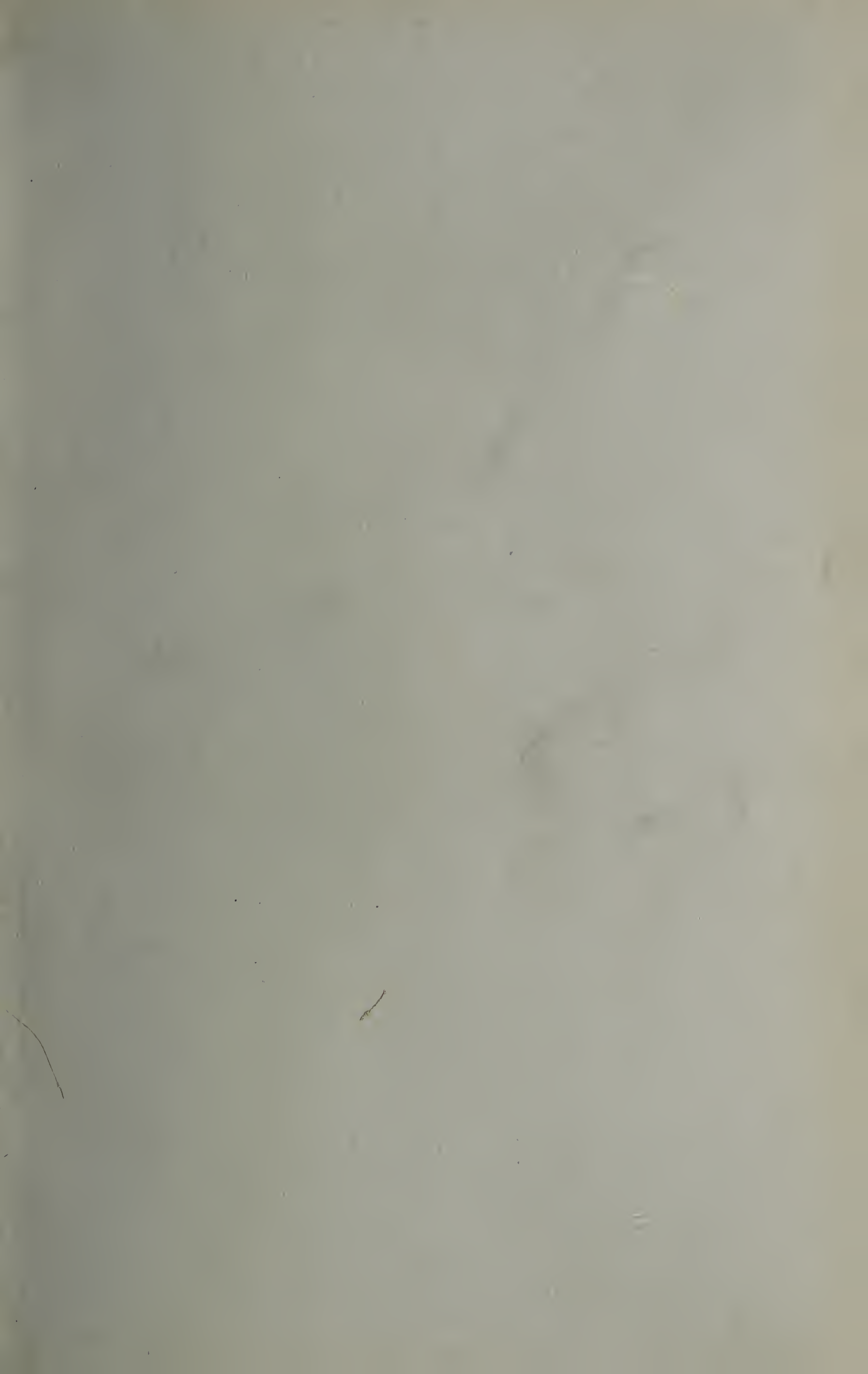
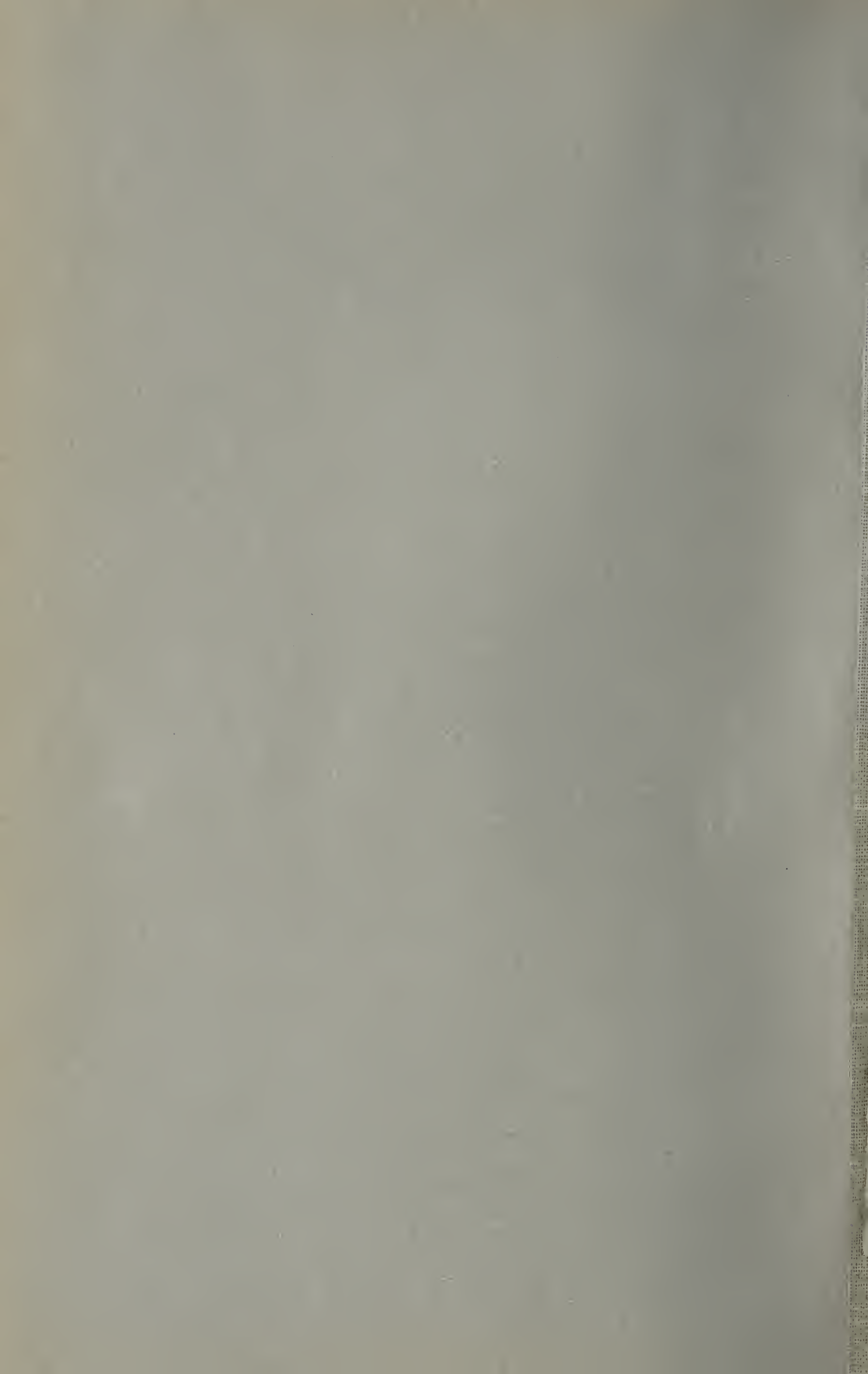










FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. SECHZEHNTER BAND
(DER GANZEN REIHE 116. BAND)

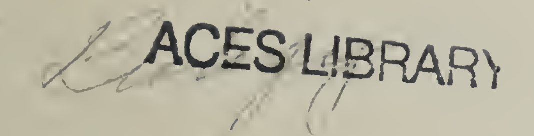
HERAUSGEGEBEN VON

DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 117 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 7 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1923



Inhaltsverzeichnis.

Polyploidie und Geschlechterverteilung bei Splachnum sphaericum (Linn. Fil.) Swartz.

Von **Jakob Schweizer** aus Berg, Kt. Thurgau.

Mit 56 Abbildungen und 10 Kurventabellen im Text.

I. Einleitung.

Die Resultate auf verschiedenen Gebieten der Genetik drängen zu einer Ausdehnung der Untersuchungen von den höheren Pflanzen auf die verschiedenen Gruppen der Thallophyten, von den diplonten Gewächsen auf diejenigen, bei denen auch die haploide Phase der experimentellen Analyse zugänglich ist. Eine ganze Anzahl von Anzeichen deuten darauf hin, daß im nächsten Jahrzehnt Algen, Moose, Pilze, Pteridophyten ihren Einzug in das Gebiet der Vererbungs- und Artbildungsforschung erleben werden. Und es ist zu erwarten, daß die auf diese Pflanzen orientierten Untersuchungen zu neuen wichtigen Aufschlüssen führen werden, sobald die in verschiedener Hinsicht unerläßlichen Vorversuche erledigt sind.

Auf die Bedeutung der Moose für genetische Studien ist in den letzten Jahren von verschiedenen Seiten hingewiesen worden, u. a. von A. Ernst in seiner Studie „Bastardierung als Ursache der Apogamie" (Jena 1918).

Auf Veranlassung von Herrn Prof. A. Ernst habe ich es unternommen, die notwendigen Vorarbeiten für Kreuzungsversuche innerhalb eines kleineren Verwandtschaftskreises durchzuführen. Es war naheliegend, sich zunächst in denjenigen Verwandtschaftskreisen umzusehen, für welche in der noch spärlichen Hybridenkunde der Moose spontanes Vorkommen von Bastarden angegeben wird. Als ein solcher Verwandtschaftskreis kam vor allem die Gattung Grimmia in Frage, über welche (vgl. A. Ernst 1918) recht eingehende Angaben von Philibert vorliegen.

Es gelang mit Hilfe eines geeigneten Nährbodens und Zugabe von mineralischer Nährlösung, primäres Protonema zu erzeugen. Ebenso

lieferten Regenerationsversuche sekundäre Protonemarasen. Doch waren diese Rasen durch keinerlei Änderungen der äußeren Kulturbedingungen zu veranlassen, zur Gametophytenbildung überzugehen. Von vier in Kultur genommenen Arten: Grimmia tergestina, Gr. orbicularis, Gr. ovata, Gr. commutata, ging allein die letztgenannte Art zur Bildung von Gametophyten über, und zwar, wenn die Kulturen am austrocknen waren. Die gebildeten Sprosse waren aber als Grimmia commutata nicht mehr zu erkennen. In Reinkulturen ließ sich ein Protonemarasen von Grimmia tergestina z. B. während 3 Jahren erhalten, ohne einen einzigen Geschlechtssproß zu bilden. Offenbar waren für diese ausgeprägt xerophytischen Moosarten die Bedingungen für eine normale Entwicklung in der Kultur nicht vorhanden gewesen. Die Grimmia-Arten mußten schließlich als Versuchspflanzen aufgegeben und die Wahl eines anderen Verwandtschaftskreises ins Auge gefaßt werden. Herr Prof. Ernst veranlaßte mich, die Familie der Splachnaceae in Aussicht zu nehmen. Die natürlichen Standortsbedingungen schienen für die Wahl eines geeigneten Substrates recht günstig zu sein. Die leichte Vermehrungsmöglichkeit auf vegetativem Wege zur Herstellung großer Serien, die relativ kurze Entwicklungszeit bildeten vielversprechende Vorzüge. Das sporadische Auftreten der verschiedenen Arten machte das Sammeln etwas schwierig. Zunächst gelangten nur zwei Arten zur Untersuchung, nämlich Splachnum sphaericum und Tayloria serrata. Die Entwicklung der Rasen, seien sie aus Sporenaussaat oder aus Regeneration hervorgegangen, zeigte, daß die Blütezeit der beiden Arten nicht zusammenfiel, sondern zeitlich differierte. Dies war natürlich im Hinblick auf die beabsichtigten Kreuzungsversuche ein äußerst ungünstiger Umstand. Die Zeitverhältnisse lagen leider so ungünstig, daß es trotz mehrfacher Bemühungen auch nicht gelang, von auswärts andere Arten zu erhalten. Daher beschränkte ich mich schließlich auf das eingehende Studium von Splachnum sphaericum. Namentlich war eine sorgfältige Untersuchung der Geschlechtsverhältnisse nötig im Hinblick auf die in Aussicht genommenen Kreuzungsversuche. Die Angaben in der Literatur lassen in dieser Hinsicht im Unklaren, indem Splachnum sphaericum als dioecisch und monoecisch vorkommend bezeichnet wird. (Limprecht in Rabenhorsts Kryptogamenflora 1895). Um die Entwicklungsfähigkeit von Splachnum sphaericum in jeder Hinsicht, namentlich in bezug auf das sexuelle Verhalten, für künftige Vererbungsversuche kennen zu lernen, unterzog ich mich der weitere Aufschlüsse versprechenden Aufgabe, mit Splachnum sphaericum die Untersuchungen von El. und Em. Marchal über die experimentelle Erzeugung von

diploiden und tetraploiden Gametophyten zu wiederholen. Diese Versuche haben dann in der Folge zu so interessanten Ergebnissen geführt, daß ich mich in der vorliegenden Arbeit auf die Beschreibung von Splachnum sphaericum, der experimentell erzeugten diploiden und tetraploiden Formen, sowie auf die Erörterung ihrer Geschlechterverteilung beschränkte.

II. Morphologie und Anatomie von Splachnum sphaericum. (L. Fil.) Swartz.

Splachnum sphaericum (Linn. fil.) Swartz ist ein Gebirgsmoos, das auf ein etwas exklusives Substrat angewiesen ist, wie die meisten Vertreter der Familie der Splachnaceae. Man findet dieses Moos ausschließlich auf Rindviehdünger, der schon 2—3 Jahre der Verwitterung ausgesetzt gewesen ist und nur an sumpfigen Orten. Man kann es folglich überall dort vermuten, wo eine Alpweide, die eine entsprechende Höhenlage besitzt, ein für Vieh passierbares Sumpfareal aufweist. Gelegentlich werden einzelne Funde auch dort gemacht, wo sie sonst nach der Beschaffenheit des betreffenden Standortes nicht vermutet werden könnten. So traf ich einen Rasen von Splachnum sphaericum auf der Alp Fierz ob Obstalden am Walensee im September 1920. Die Fundstelle liegt in 1900 Meter Höhe, ist sehr steil und trocken. Aber die lang andauernde Regenperiode August bis September 1920 ermöglichte es angewehten Sporen, mehrere kleine Rasen zu bilden, die in ganz jungem Zustande angetroffen wurden.

Das Material, aus dem meine Kulturen hauptsächlich hervorgegangen sind, sammelte ich in der Umgebung des Grünsees am Durannapaß zwischen Prätigau und Schanfigg im Bündnerland in 2000 Meter Höhe.

Splachnum sphaericum bildet ziemlich großflächige, meist geschlossene Rasen, die jedoch nie über ihr spezifisches Substrat hinausreichen. Die aus Sporen hervorgehenden primären Protonemarasen gehen bei zusagenden Bedingungen rasch zur Bildung von Gametophyten über. Chloronema, wie Servettaz (1912) die assimilierenden Protonemafäden nannte, ist dann spärlich oder gar nicht mehr an der Peripherie des natürlichen Rasens zu beobachten.

Das Protonema ist in typischer Ausbildung zu finden. Wir können diejenigen Teile an ihm feststellen, die von Servettaz unterschieden worden sind. Der Hauptast liegt dem Substrat auf und ist durch seine voluminösere Ausbildung vom übrigen Protonema zu unterscheiden.

Von diesem kriechenden Protonema gehen nach unten diejenigen Abzweigungen, die die Nahrungs- und Wasseraufnahme zu besorgen haben und wohl auch die Verankerung des Rasens bewirken, die Rhizoiden. Nach oben in die Höhe strebend, zweigt vom kriechenden Hauptast das aufsteigende Protonema ab, das sich dann mannigfaltig verzweigt. Hauptast und speziell die aufsteigenden Seitenäste sind reichlich chlorophyllhaltig, sie sind die Assimilationsorgane des Rasens. Ein Merkmal muß besonders hervorgehoben werden: Im Gegensatz zum Protonema vieler anderer Laubmoose, z. B. einiger Grimmia-Arten, die ich eingehend

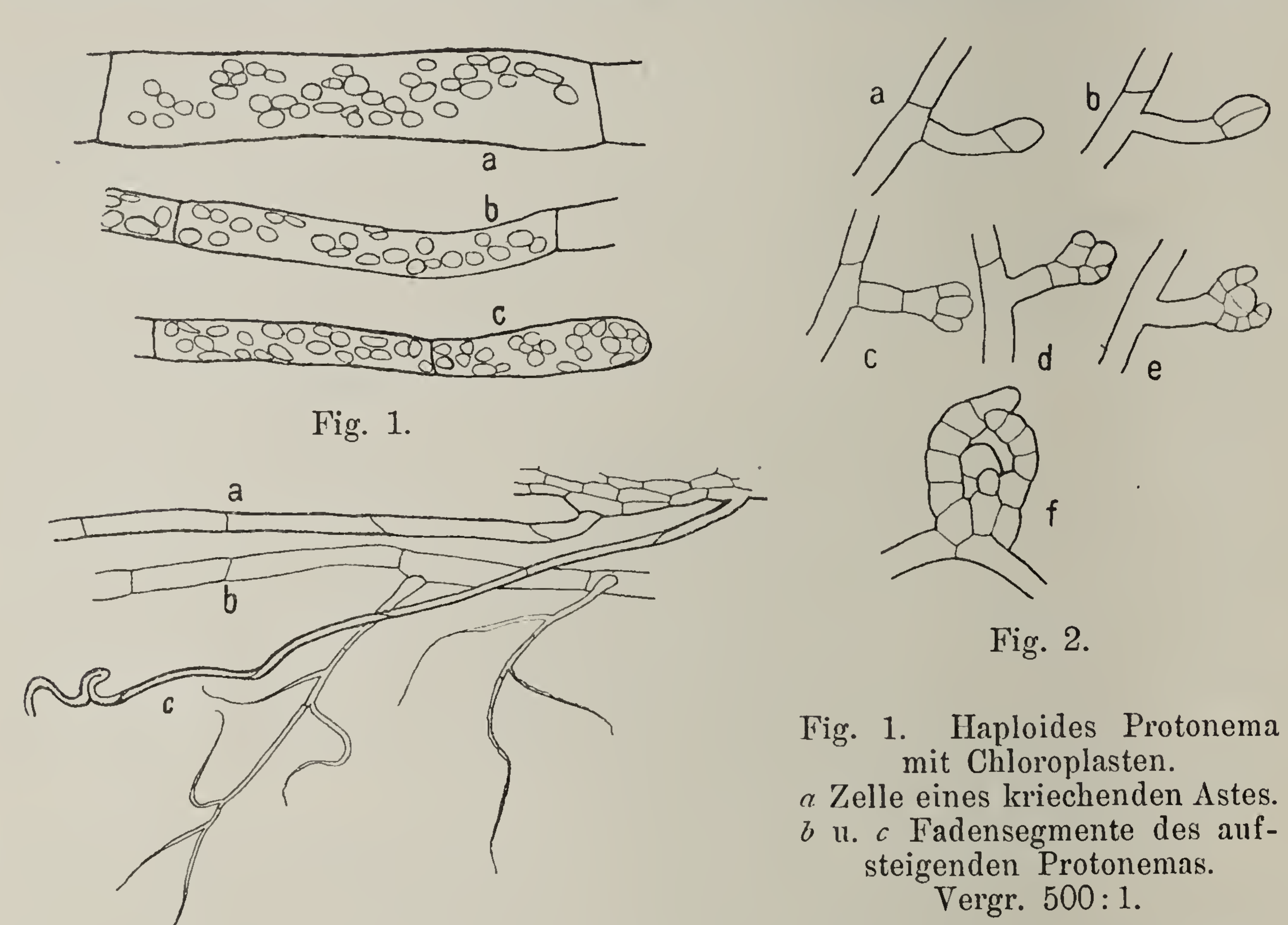


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3. Rhizoiden eines haploiden Gametophyten aus einem Naturrasen. Vergr. 150:1.

Fig. 1. Haploides Protonema mit Chloroplasten. *a* Zelle eines kriechenden Astes. *b* u. *c* Fadensegmente des aufsteigenden Protonemas. Vergr. 500:1.

Fig. 2. Bildung der Gametophytenknospe am Protonema. Vergr. 150:1.

untersucht habe, sind hier die Querwände in der Regel senkrecht zur Längswand der Fadenzelle gestellt (Fig. 1). Ausnahmen von dieser Regel kommen bei Splachnum sphaericum vor, sind aber selten. Die Bedingungen, unter denen der Winkel zwischen der Längswand der Zelle und ihren Querwänden sich ändert, sind mir nicht bekannt. Jedenfalls gilt die Definition des Protonemas, wie sie von Johanna Westerdjik (1908) gegeben wurde, nur für die von ihr untersuchten Moosarten. Splachnum sphaericum würde sich hier anreihen. Aber es gibt sicherlich Laubmoosprotonema, das Schieflage der Querwände aufweist (Grimmia tergestina, Gr. orbicularis z. B.).

Am Protonema bilden sich die in Achse und Blatt gegliederten Pflänzchen. Da das primäre Protonema später verschwindet, erscheinen sie dann als selbständige Individuen, die „Moospflanzen" der beschreibenden Bryologie. Spore, Protonema und „Moospflanze" sind Entwicklungsstadien des Gametophyten. Wir werden in den nachfolgenden Ausführungen unter der Bezeichnung Gametophyten-Individuum das aus einer Spore hervorgehende Protonema mit der Gesamtheit der aus ihm primär und sekundär hervorgehenden „Moospflänzchen" verstehen. Diese letzteren wollen wir, um die in genetischer Hinsicht leicht mißverständliche Bezeichnung „Moospflanze" zu umgehen, als Geschlechtssprosse des Gametophyten bezeichnen.

Diese Sprosse entstehen am Protonema, indem dieses an seitlichen Auszweigungen Knospen bildet. An einem Seitenästchen entsteht eine etwas verdickte Endzelle, die sich durch eine Querwand vom ersteren abgrenzt (Fig. 2 *a*). Diese Endzelle funktioniert als Initialzelle, welche nach drei Seiten Segmentzellen abgibt (in Fig. 2 *c*, *d*, *e* sind jeweils zwei derselben sichtbar). Diese Segmentzellen erhalten dann durch weitere Teilungstätigkeit Querwände, durch die sie sich zu vielzelligen Anlagen entwickeln und die jungen Blattanlagen repräsentieren. Diese letzteren wölben sich frühzeitig über die Scheitelzelle hinüber und funktionieren als Schutzorgan (Fig. 2 *f*). Die beblätterte Pflanze von Splachnum sphaericum selbst ist ziemlich einfach organisiert. Die Funktionen der Wurzeln werden ausgeübt durch die wurzelähnlichen Gebilde, die Rhizoiden. Diese sind jedoch eher zu vergleichen mit Wurzelhaaren. Die Rhizoiden von Splachnum sphaericum zeigen hingegen doch noch einige Mannigfaltigkeit der Form und des Baues. Es sind regelmäßig drei verschiedene Formen von Rhizoidenfäden zu unterscheiden (Fig. 3 *a*, *b*, *c*): 1. Hauptstränge mit stark gebräunter Membran infolge Gerbstoffeinlagerungen. Die Membran selbst ist kräftig ausgebildet, die Querwände sind häufig schief gestellt, gar nicht selten auch rechtwinklig an die Längswand stoßend. Die Verzweigungen dieser Fäden sind häufig und mannigfach. Die letzten Auszweigungen werden von ganz feinen Zellfädchen gebildet, die dann meist um die Erdpartikelchen sich schlingen (Fig. 3 *a*). Ähnlich gebaut ist die zweite Art der Rhizoidenfäden, nur sind die Zellenwände viel dünner und vollständig durchsichtig, die Gerbstoffeinlagerungen fehlen noch. Hingegen ist das Verzweigungssystem in ganz gleicher Art ausgebildet. Auch hier sind die Querwände häufig in schiefer, oft jedoch in senkrechter Lage zu der Hauptachse (Fig. 3 *b*).

Ein etwas anderes Bild bietet die dritte Art von Rhizoidenfäden dar. Es sind wesentlich schmalere Elemente, häufig etwas über der Basis des Stämmchens inseriert, aber auch am basalen Ende. Ihre Membranen erreichen die gleiche Stärke wie die Zellen der erstgenannten Sorte von Fäden, und sind ebenfalls von intensiv brauner Farbe. Verzweigungen sind nicht vorhanden, dagegen häufig starke Verkrümmungen. Die Querwände der einzelnen Zellen sind sehr häufig in starker Schieflage zu finden, oft etwas tordiert (Fig. 3 *c*). Möglicherweise dient diese dritte Form von Rhizoiden der Verankerung. Brutzellen, wie sie die

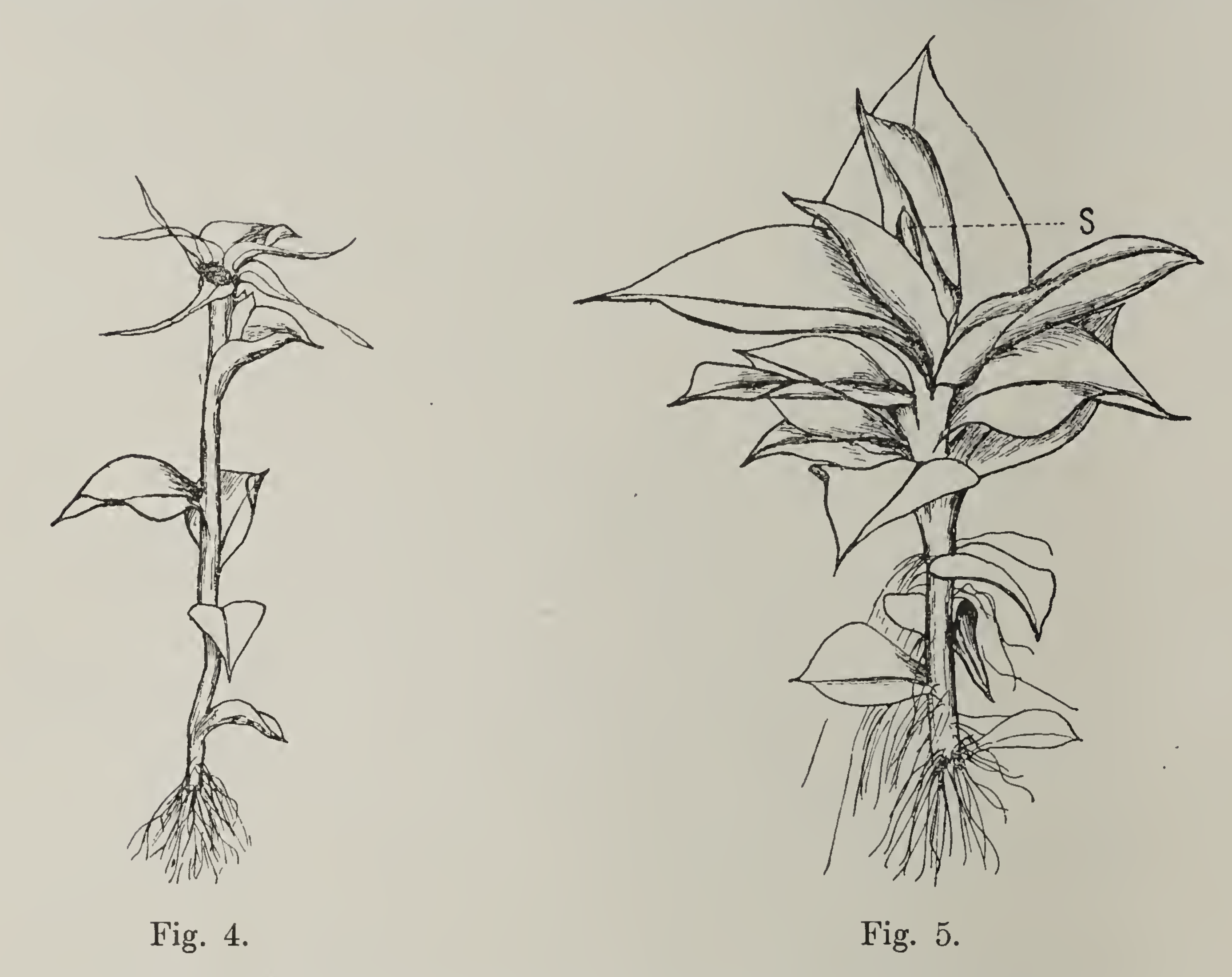


Fig. 4. Fig. 5.

Fig. 4. Männlicher haploider Sproß aus Naturrasen. Vergr. 10:1.
Fig. 5. Weiblicher haploider Sproß aus Naturrasen mit jungem Sporogon *S*. Vergr. 10:1.

Protonemen anderer Moose oft bilden, z. B. die erwähnten Grimmia-Arten, sind mir bei Splachnum sphaericum nie begegnet. Ebensowenig konnte ich am beblätterten Sproß je Brutknospen feststellen. Diese Tatsache steht somit ganz im Einklang mit den entsprechenden Befunden, die C. Correns (1899) für diese und andere Spezies der Gattung Splachnum machte.

Die einzelnen Geschlechtssprosse von Splachnum sphaericum erreichen eine Höhe von 2—3 cm im natürlichen Rasen. Solche aus

einem einjährigen Rasen sind noch unverzweigt (Fig. 4 u. 5). Im äußeren Habitus ist etwelche Verschiedenheit festzustellen zwischen den männlichen und weiblichen Pflanzen. Die ersteren sind schlanker, nur spärlich beblättert, oft sind nur 3—4 Stengelblättchen vorhanden. Sie haben breit-eiförmige Gestalt. Ganz anders gestaltet sind die männlichen Perichaetialblätter. Diese schließen mit ihrer breiten Basis eng zusammen. Nach oben verschmälern sie sich rasch und erreichen mit der schmalen Vorderpartie eine bedeutende Länge. Die Stengelblätter der weiblichen Geschlechtssprosse sind von denjenigen der männlichen nicht wesentlich verschieden. Sie sind meist etwas zahlreicher und zeigen eine etwas größere Blattfläche. In Fig. 6 sind die Stengelblätter (*a—e*) dargestellt, daneben auch die bedeutend größeren Perichaetialblätter (*f—i*). Diese letzteren stehen in einem dichten Büschel am Ende des Stämmchens und dienen offenbar vorerst als Schutzorgan für die Archegonien. Die äußeren Schopfblätter sind erheblich größer als die Stengelblätter. Nach innen dagegen werden sie immer kleiner und erreichen endlich als innerste kaum mehr die Länge der Archegonien (Fig. 10). Die Mittelrippe an diesen rudimentären Blättchen ist nicht mehr ausgebildet, während sowohl bei Stengel- als bei Perichaetialblättern die Mittelrippe als stark vorspringender Kiel vorhanden ist. Der Blattrand zeigt in der vorderen Hälfte kleine Ausstülpungen der Randzellen und erscheint deshalb ganz schwach gezähnt. Die Lamina des Blattes ist einschichtig (Fig. 7). In der Flächenansicht erscheinen die Zellen ziemlich verschieden geformt. An der Blattbasis finden wir gegen die Mittelrippe hin stark, gegen den Blattrand weniger stark longitudinale Zellen. Im vorderen Teile der Lamina nehmen die Zellen mehr und mehr isodiametrische Gestalt an. Die Blattrippe besteht aus sehr langgestreckten Zellelementen. Sie zieht sich bis in die Blattspitze hinein und läuft in die länglichen Spitzenzellen aus. Das Querschnittbild des Blattes zeigt einfache Verhältnisse. Zentral gelagert ist eine Gruppe von sehr englumigen, zartwandigen Zellen, die der Wasserleitung dienen. Es sind die sogenannten Begleiter. Als die Deuter kann die kleine Gruppe von zwei, mitunter auch drei Zellen bezeichnet werden, die an die Unterseite der Begleiter anschließt mit etwas größerem Zelllumen und festeren Wänden. Besonderes Festigungsgewebe ist nicht vorhanden. Dagegen zeigen die großlumigen, an die äußerste Zellreihe anstoßenden Rückenzellen schwach ausgebildetes Eckencollenchym. Die Blattmittelrippe setzt sich im Stämmchen als echter Blattspurstrang fort und vereinigt sich basalwärts mit dem Zentralstrang desselben. Die Anatomie des Stammes ist ebenfalls sehr einfach. Großlumiges Rindengewebe

umschließt den leitenden Zentralstrang, der aus einer Gruppe von englumigen Zellen mit zarten Wänden gebildet wird.

Splachnum sphaericum ist streng dioecisch. Ich habe bei meinen zahlreichen Untersuchungen nie einen Sproß gefunden, der Blütenstände beiderlei Geschlechts aufgewiesen hätte. Die Angaben in der Literatur (vgl. Limpricht 1895), daß diese Spezies in dioecischer und monoecischer Form auftreten könne, mögen dem Umstande zuzuschreiben sein, daß in natürlichen Rasen, aus verschiedenen Sporen hervorgegangen, männliche und weibliche Individuen gemischt nebeneinander vorkommen und infolgedessen der Rhizoidenfilz der Pflänzchen miteinander verflochten ist. Bei sorgfältiger Präparation kann indessen stets festgestellt werden, daß die Stämmchen der beiderlei Pflanzen in keiner Verbindung zueinander stehen. In keiner einzigen meiner haploiden Kulturen ist in einem männlichen Rasen ein weiblicher Blütenstand beobachtet worden, oder umgekehrt in einem weiblichen Rasen männliche Blütenstände. Die Infloreszenzen beiderlei Geschlechter sind stets gipfelständig. Hingegen ist sehr häufig zu beobachten, daß neben dem Hauptsproß mit großem Antheridienstand ein bis mehrere Seitensprosse vorhanden sein können. Namentlich ältere, mindestens zweijährige Pflanzen zeigen diese Verzweigungen. Jeder dieser Seitensprosse endigt mit einer Infloreszenz gleichen Geschlechts wie der Hauptsproß (Fig. 17). Hingegen ist die Zahl der Geschlechtsorgane in den seitlichen Blütenständen weitaus geringer und nimmt um so mehr ab, je tiefer am Stämmchen die Seitenachse ihren Ursprung nimmt. Die Anzahl der Antheridien im einzelnen Blütenstand schwankt infolge dessen zwischen 5 und 60. Charakteristisch für die Antheridienstände sind neben den schon erwähnten lanzettlichen Perichaetialblättern zwei Arten von Paraphysen. Die kurzen Paraphysen bestehen aus ein oder zwei, mitunter auch drei basalen, isodiametrischen Fußzellen und einer ca. 10mal längeren Endzelle. Die langen dagegen sind keulenförmig und weisen neben 4—5 länglichen, schmalen, noch 3—4 Zellen von größerer Breite auf, wodurch das keulenartige Aussehen entsteht. Sie ragen über die Antheridien hinaus. Diese selbst zeigen die typische Gestalt: Ein vielzellig gebauter, kurzer Fuß trägt den ungefähr spindelförmigen Antheridienkörper, welcher aber in seiner Form etwas variieren kann, wohl als Anpassung an die etwas gedrängten Raumverhältnisse im Blütenstand (Fig. 8). Die Archegonienstände sind, im Gegensatz zu den von bloßem Auge sichtbaren, offenen Antheridienständen, von dem Perichaetialblattbüschel eingeschlossen. Die Archegonien sind ebenfalls von typischer, sog. Flaschenform. Die Anzahl schwankt zwischen 4 und 36 (Fig. 10).

Zwischen den Archegonien sind Paraphysen eingestreut, und zwar nur solche, welche an die erstbeschriebenen kurzen Paraphysen der männ-

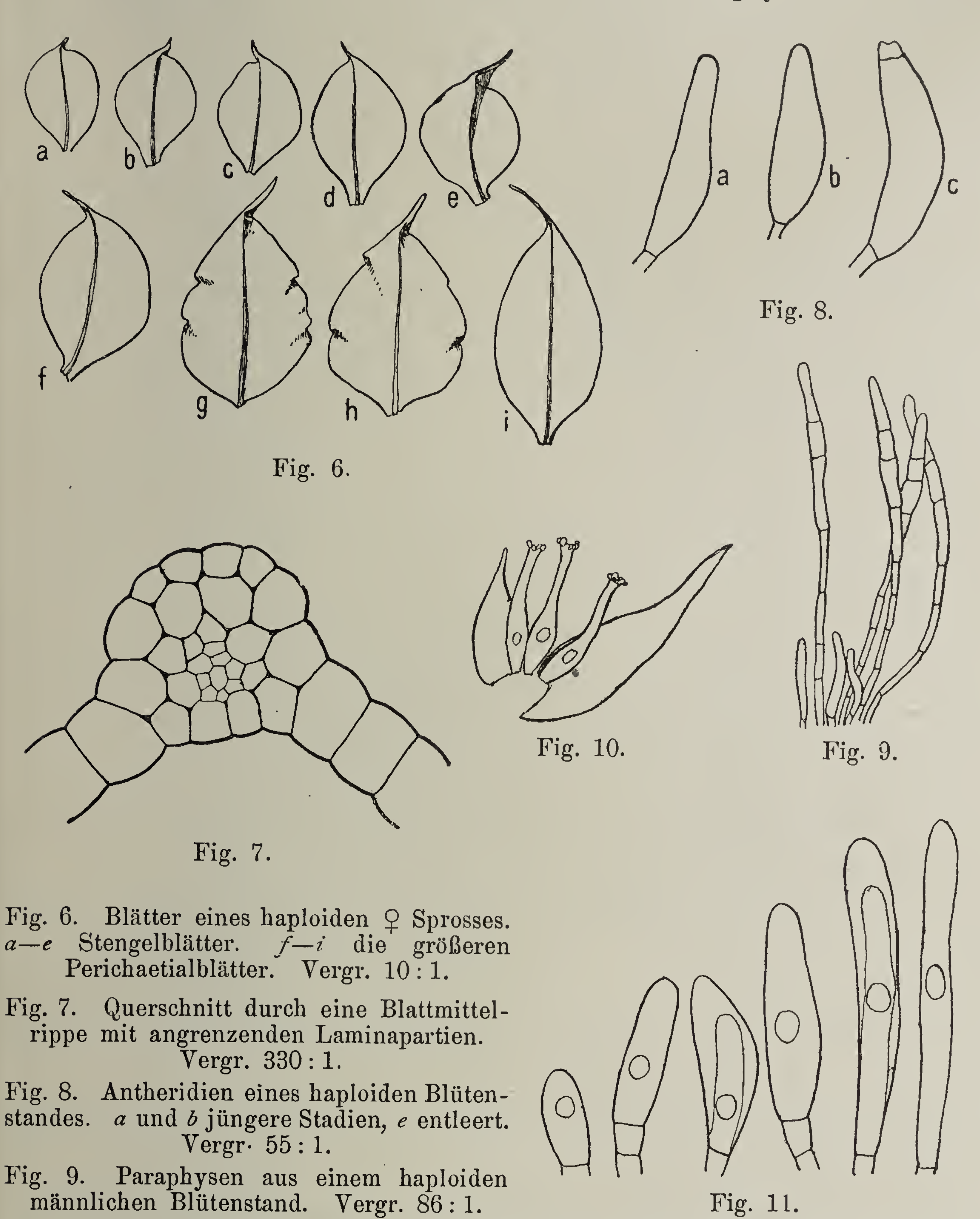


Fig. 6. Blätter eines haploiden ♀ Sprosses. *a—e* Stengelblätter. *f—i* die größeren Perichaetialblätter. Vergr. 10 : 1.

Fig. 7. Querschnitt durch eine Blattmittelrippe mit angrenzenden Laminapartien. Vergr. 330 : 1.

Fig. 8. Antheridien eines haploiden Blütenstandes. *a* und *b* jüngere Stadien, *c* entleert. Vergr. 55 : 1.

Fig. 9. Paraphysen aus einem haploiden männlichen Blütenstand. Vergr. 86 : 1.

Fig. 10. Haploide Archegonien mit den zwei innersten Perichaetialblättern. Vergr. 55 : 1.

Fig. 11. Verschiedene Gestalt der Endzellen von Paraphysen aus einem haploiden ♀ Blütenstand. Vergr. 240 : 1.

lichen Blütenstände erinnern. Sie zeigen aber die Eigentümlichkeit, daß die Endzelle in ihrer Form ziemlich stark variieren kann, wie die verschiedenen Formen in Fig. 11 zeigen. Das junge Sporogon ist noch

ganz von der Archegoniumbauchwand eingeschlossen. Die Perichaetialblätter, auch die innersten, haben jetzt schon eine beträchtliche Vergrößerung erfahren und neigen sich schützend darüber (Fig. 5). Hat das Sporogon seine volle Größe erreicht, sind auch die innersten Schopf-

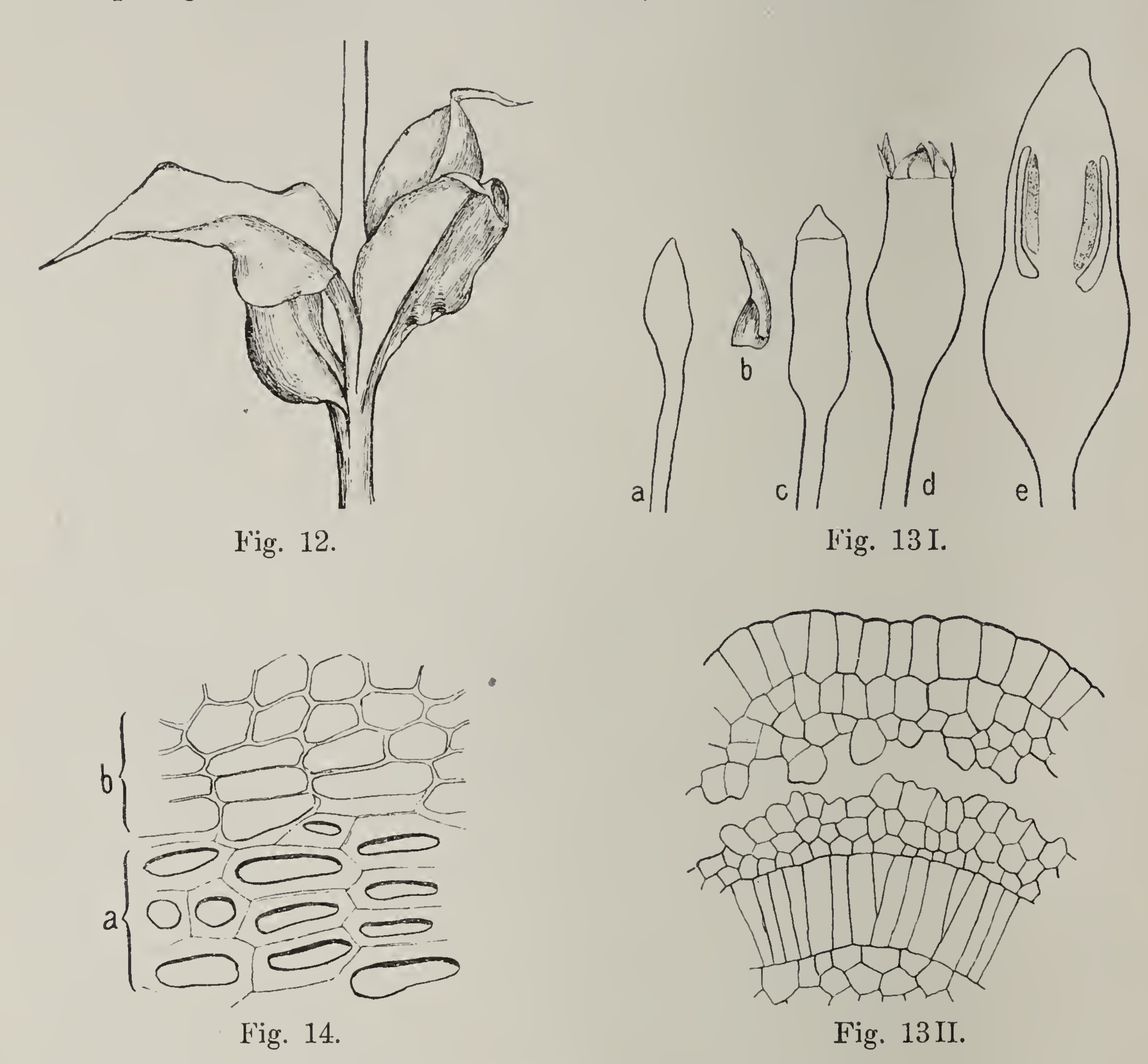


Fig. 12. Fig. 13 I.

Fig. 14. Fig. 13 II.

Fig. 12. Scheitel eines ♀ Sprosses mit ausgereiftem Sporogon, Seta nur zum Teil sichtbar. Vergr. 10 : 1.

Fig. 13 I. Verschiedene Entwicklungsstadien eines diploiden Sporogons: *a* noch junges Stadium, dazu *b* zugehörige Calyptra, *c* mit Operculum, *d* reifes Sporogon, geöffnet, *e* im Längsschnitt mit Sporensack und Luftkammer. Vergr. *a—d* 10 : 1, *e* 45 : 1.

Fig. 13 II. Querschnitt durch das Sporogon in der Höhe des Archespors, mit Amphithecium und Endothecium. Vergr. 330 : 1.

Fig. 14. Teil der Urnenepidermis in der Übergangszone zum Operculum. Bei *a* stark verdickte Epidermiszellen der Urne, *b* die zum Operculum gehörige Zone der dünnwandigen Zellen.

blätter zu großen Assimilationsorganen entwickelt (Fig. 12). Der Habitus eines solchen fertilen Geschlechtssprosses mit ausgereiftem Sporogonium ist gegenüber einem solchen im erst blühenden Zustande

wesentlich verändert (vgl. Fig, 5, 12 und 16). Die Seta ist schlank und erreicht eine mittlere Höhe von 2, mitunter auch 3 cm. Die Calyptra sitzt der bald ausgewachsenen Kapsel als Haube auf, die bis in halbe Höhe einseitig geschlitzt ist (Fig. 13, I). Bei der Gattung Splachnum ist das Sporogon hauptsächlich charakterisiert durch die gut entwickelte Apophyse. Sie kann aufgefaßt werden als die erweiterte apikale Partie der Seta. Bei Splachnum sphaericum zeigt sie meist einen beträchtlich größeren Durchmesser als die Urne (Fig. 13, I). Auf ihrer ganzen Oberfläche sind eine große Zahl von Spaltöffnungen regelmäßig verteilt. Das Gewebe dieser Apophyse ist großzellig und mit einem gut entwickelten Interzellularsystem versehen. Eine periphere Schicht von 5—6 Zellen zeigt reichlich Chlorophyll, während das Innengewebe davon frei ist. Die Apophyse funktioniert also offenbar als Assimilationsapparat. Zur Zeit der Sporenreife färbt sie sich intensiv schwarzrot, während die Urne heller braunrot erscheint. Diese ist schmaler als die Apophyse und von zylindrischer Gestalt. Die äußere Urnenwand, das Amphithecium, enthält außer der Epidermis noch 2—3 Schichten von Assimilationszellen (Fig. 13, II). Die innerste Zellenschicht grenzt an den Luftraum und zeigt papillös vorgewölbte Zellen, die in vertikalen Reihen geordnet sind. Sie dienen offenbar der intensiveren Gestaltung des Assimilationsgaswechsels. Nach innen wird der Luftraum abgeschlossen durch das Endothecium. Dieses wird gebildet von einer dreischichtigen, peripheren Zellage und dem Archespor. Die erstere weist wieder papillenartig vorgewölbte Zellen auf, die sich in Vertikalreihen ordnen. Nur ragen sie weniger weit in den Luftraum hinein, als diejenigen des Amphitheciums (Fig. 13, II). Das Archespor grenzt nach innen an das großlumige Gewebe der Columella. Nach oben geht die Urne über in das Operculum (Fig. 13, I). Dieses ist breitkegelförmig, gewölbt und oben genabelt. Ein typischer Annulus wird nicht gebildet. Gegen den oberen Rand der Urne hin geht ihre Epidermis allmählich über in einen Komplex von Zellen mit sehr stark verdickten Wänden (Fig. 14). In den hygroskopischen Funktionen dieser ringförmigen Zone ist der Öffnungsmechanismus der Urne bedingt. Die Zone der dickwandigen Zellen geht unvermittelt über in eine solche aus 2—3 Reihen sehr dünnwandiger Zellen. Diese gehören zum Operculum. Durch ihr Zerreißen wird dieses letztere abgeworfen. Das Peristom ist einfach, aus ca. 12 Zähnen bestehend, die einander paarweise genähert sind. Die lichtgelben Sporen haben einen Durchmesser von 0,009—0,010 mm.

III. Zur Technik der Laubmoos-Reinkultur.

1. Technisches.

Für meine Versuche war es unbedingt erforderlich, die Kulturen möglichst rein erhalten zu können, um sie nötigenfalls durch verschiedene Vegetationsperioden hindurch zu bringen. Es durften namentlich keine Verunreinigungen durch Sporen oder Brutkörper anderer Moose stattfinden, noch durften die Versuchspflanzen durch Algen oder Pilze in ihrer Entwicklung gehemmt werden. Dies war nur erreichbar in Reinkulturen. Die Versuchspflanzen mußten in gut sterilisiertem Milieu gezogen werden können. Nicht ganz leicht war infolgedessen auch die Wahl des Kulturgefäßes. Nach einigen zeitraubenden Versuchen mit verschiedenartigen Glaßgefäßen benützte ich ausschließlich den 200 ccm Erlenmeyer-Kolben. Er besitzt neben Vorteilen auch einige Nachteile, die schon von Marchal und Servettaz erwähnt wurden. Das ganze Gefäß samt dem Nährsubstrat kann im Autoklaven sterilisiert werden, wobei gleichzeitig der Baumwollverschluß keimfrei wird. Dieser Baumwollpfropf ist relativ leicht zu entfernen, eventuell durch einen neuen sterilisierten zu ersetzen, und er gewährt eine ausreichende Luftzirkulation, was für meine Kulturen von großem Vorteil war. Muß der Verschluß zeitweise zu experimentellen Zwecken entfernt werden, so ist die Eintrittsöffnung für Verunreinigungskeime aus der Luft relativ klein, ein Umstand, der ebenfalls stark in Betracht fällt. Dagegen ist der etwas enge Hals des Erlenmeyers für Manipulationen, wie sie im Verlaufe meiner Untersuchungen öfters nötig wurden, entschieden ein Nachteil.

Das Auffinden des geeigneten Nährbodens für die Splachnum-Kulturen ging nicht ohne einiges vergebliches Suchen ab. Es schien ja gegeben, daß man als Substrat verwitterten Rindsdünger verwendete. Allein die Regenerationen auf dieses Substrat ausgelegter Pflanzenteile blieben spärlich. Ein ziemlicher Prozentsatz der ausgelegten Blättchen und Stengelstücke ging sehr bald ein, offenbar weil der durch die Sterilisation im Autoklaven gebildete Dekokt zu konzentriert wurde oder vielleicht ein chemischer Bestandteil in schädlich wirkender Menge vorhanden war. Erst als ich die mir zu den Versuchen zur Verfügung gestellte Rindsdüngererde mit ganz feinem Löß — oder auch Molassesand im Verhältnis 1 : 1 mischte, war ein günstiges Wachstum der Kulturpflanzen zu konstatieren. Dieses Substrat hat den großen Vorteil, daß nicht mit Zusätzen anorganischer Nährlösungen gearbeitet werden muß. Die Möglichkeiten einer nachträglichen Verunreinigung der Kulturen durch Algen und Pilze werden dadurch erheblich eingeschränkt.

Die so zubereitete Erde wurde dann im Erlenmeyer nach der feuchten Sterilisation im Autoklaven so gelagert, daß eine schräg liegende Fläche gebildet wurde, auf deren oberen Hälfte das Regenerationsobjekt plaziert wurde, während die untere Partie unter den Wasserspiegel eintauchte (s. Fig. 15). Durch diese Art der Kulturanlage wurden dem alpinen Sumpfmoos so ziemlich die natürlichen Bedingungen geboten. Ein relativ großer Wasservorrat, der schon anfänglich dem Gefäß mitgegeben werden konnte, machte ein öfteres Nachgießen unnötig. Während 3—4 Monaten konnten solche Kulturen sich selbst überlassen bleiben.

Die Herstellung der Kulturen wurde auf möglichst sterilem Wege folgendermaßen ausgeführt: Die zur Regeneration verwendeten Objekte (Blätter, Stengelstücke, Archegonien, Calyptra) wurden, wenn sie aus einem Naturrasen stammten, in sterilisiertem Wasser gereinigt, indem sie verschiedene Male an sterilisierter Pinzette hin- und hergeschwenkt wurden. Es sollten dadurch, so gut es eben möglich ist, anhaftende Sporen von Algen und Pilzen entfernt werden. Ganz wird das Mitverschleppen von Keimen solcher ungebetener Gäste wohl selten gelingen. Hingegen erreicht man absolute Reinkulturen, wenn man das Regenerationsobjekt einer Kultur entnimmt, die, wenn möglich, noch nicht verunreinigt ist. Wie man sieht, ist dies der gleiche Weg, den die Bakteriologie zur Züchtung von Reinkulturen einschlägt. Das Objekt wird dann mittels einer ebenfalls in der Flamme sterilisierten Platinnadel am Glasstab in den Erlenmeyer-Kolben gegeben. Diese Übertragung der zur Regeneration bestimmten Objekte, wie auch das Nachgießen von Wasser usw. wurde stets im Impfschrank ausgeführt.

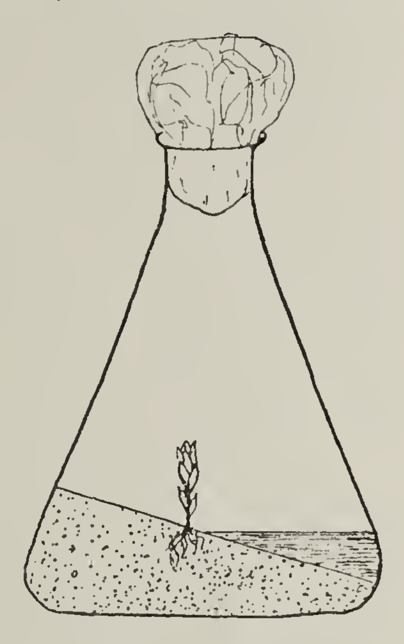


Fig. 15. Lagerung des Nährsubstrates im Erlenmeyer-Kolben. Schematisch.

Schwierig war die möglichst günstige Aufstellung der Kulturen. Die Splachnum-Rasen verlangen ziemlich gute Belichtung, wenn sie möglichst natürlich sich entwickeln sollen. Und dies war außerordentlich notwendig zum Vergleich der verschiedenen Ergebnisse, wie wir später sehen werden. Alle Hemmungsfaktoren mußten überhaupt nach Möglichkeit ausgeschaltet werden. Denn, daß auf die verschiedenen Variationen der äußeren Bedingungen die Moose, wie ja auch die übrigen Organismen, mit entsprechender Variation ihrer morphologischen und anatomischen Struktur antworten, haben die Untersuchungen von Servettaz, Ludwiga Gurlitt, Johanna Westerdjik zur Genüge gezeigt. Offenbar ist die Bestrahlung am natürlichen Standort in

2000 m Höhe qualitativ und quantitativ eine andere als in Zürich. Jedenfalls gingen mir bei direkter Sonnenbestrahlung im Sommer die Kulturen durch Absterben der Blätter zunächst und dann des Stämmchens zugrunde. Innerhalb von 1—2 Wochen waren jeweils die kräftigsten Rasen blaß geworden, abgestorben. Auf der geräumigen Terrasse des Instituts erhielt ich zur Aufstellung der Kulturen Tische zur Verfügung gestellt, welche mit einem hochstellbaren Glasdach versehen waren. Durch Anstrich mit Kalkmilch wurde die direkte Belichtung gedämpft. Hingegen entwickelten sich dann unter dem Glasdach Temperaturen bis zu 35 ° C. Wohl aus diesem Grunde beobachtete ich, daß die Archegonien und Antheridien der blühenden Rasen nach kurzer Zeit braun gefärbt wurden, also abstarben. Ich war genötigt, die Kulturen dem direkten Sonnenlichte ganz zu entziehen und dauernd im Schatten, aber im Freien bei genügendem, diffusem Licht zu halten. Noch etwas heikler war die Überwinterung der Kulturen. Im Warmhaus sind mir ganze Serien von Kulturen, wohl infolge Gasbildung durch die Kohlenöfen (Kriegsheizung!) und die zeitweise zu hohen Temperaturen, zugrunde gegangen. Ein auf mehr oder weniger konstante Temperatur regulierbarer Kaltraum stand mir nicht zur Verfügung. So beließ ich die Rasen jeweils im Freien, bis tiefere Kälte eintrat. Wenn die Moosblättchen mit Reif bedeckt waren und das Substrat hart gefroren war, erlitten die Pflänzchen keinen dauernden Schaden, wie entsprechende Beobachtungen gezeigt haben. Viel eher litten die Erlenmeyer-Kolben unter hoher Kälte und dann war jeweils natürlich auch die Kultur verloren, deshalb wurden bei Gefriertemperatur die Kulturen möglichst bald in ein ungeheiztes Zimmer gebracht.

2. Regenerationskulturen aus Teilen haploider Gametophyten.

Aus einem Rasen von Splachnum sphaericum vom Durannapaß, gesammelt im Sept. 1918, wurden anfangs Oktober eine Anzahl Regenerations-Kulturen angelegt. Die nicht sehr zahlreichen Sporogonien waren noch sämtliche in der Calyptra eingeschlossen. Hingegen lag ein großer Vorteil darin, daß an den meisten Pflanzen die Archegonien- und Antheridienstände noch vorhanden waren und das Geschlecht der zur Regeneration verwendeten Individuen deutlich zu bestimmen war. So wurden nur solche Blättchen und Stengelfragmente benützt, die einem Sproß angehörten, dessen Geschlecht festgestellt werden konnte. Diese erste Versuchsserie setzt sich folgendermaßen zusammen: In 24 Erlenmeyer-Kolben sind je zwei Blättchen je eines weiblichen Gametophyten übertragen worden. Je zwei entblätterte Stengelfragmente sind für sieben

weitere Kulturen verwendet worden. In zwei Kulturgefäße wurde je eine Calyptra zur Regeneration gelegt. Daß ich meistens zwei Objekte gleichzeitig ins Kulturgefäß gab, hat seinen Grund darin, daß von vornherein nicht erwartet würde, es würden alle Blätter oder Stengelstücke regenerieren. Von sieben männlichen Sprossen wurden nur Stengelfragmente als Regenerationsobjekt benützt, nachdem jeweils der Antheridienstand entfernt worden war. Die Ergebnisse waren recht befriedigend: Von den 24 Kulturen mit Blättchen blieben fünf ohne Erfolg. In den übrigen wurden nach der 3. Woche Protonemarasen festgestellt, die Ende Oktober schon kleine Moospflanzen erzeugten. Vorläufig waren sie aber noch steril. Die weiblichen Stengelfragmente regenerierten sämtliche, ihre Rasen verhielten sich gleich denjenigen der Blattregenerate. Die eine der beiden Calyptren ging zugrunde, während die andere einen etwas schwachen Rasen bildete. Von den 14 männlichen Kulturen blieben drei ergebnislos, die übrigen 11 bildeten Ende Oktober kleine Gametophytenrasen.

Im ferneren wurden gleichzeitig erstmals Sporogonien versuchsweise zur Regeneration ausgelegt. Die ganz jungen Sporogonien waren vollständig von ihrer Calyptra eingeschlossen. Sie wurden jeweils 1 mm über der Ansatzstelle vom Gametophyten abgetrennt. Die junge Kapsel war dann leicht aus der noch darüber gestülpten Haube herauszunehmen. Je zwei solche Regenerationsobjekte wurden in neun Erlenmeyer gegeben. Diese Versuche blieben jedoch in der Folge völlig ergebnislos.

Sämtliche Kulturen wurden versuchsweise im Gewächshaus überwintert. In den meisten Rasen konnten schon im Laufe des November Blütenstände festgestellt werden. Sie dienten vorerst zur Feststellung der Geschlechterverteilung in den einzelnen Rasen. Mit einer sterilisierten Pinzette sind allen Kulturgefäßen Stichproben an mehreren Stellen des Rasens entnommen worden. Die mikroskopische Durchsicht derselben ergab das einmütige Resultat, daß die Sprosse, die dem Regenerat eines weiblichen Gametophyten angehörten, nur Archegonienstände aufwiesen. Innovationen, wie der neue Sproß, der unter dem Blütenstand sich bildete, genannt wird, waren noch spärlich, und wenn vorhanden, stets steril. Ganz analoge Resultate ergab die Untersuchung der Kulturen, die Regenerate von männlichen Individuen enthielten. Stets waren nur Antheridienstände zu finden. Somit durfte für Splachnum sphaericum strenge Dioecie angenommen werden.

Indes blieben die Kulturen schwach. Die Archegonien und Antheridien in den einzelnen Blütenständen waren wenig zahlreich und

wurden in kurzer Zeit braun, sie starben ab. Ein großer Prozentsatz der Rasen zeigte Algenverunreinigung. In der Folge wurde dann diese Kulturserie zum großen Teil aufgegeben, da auch die Moospflanzen selbst anfingen abzustehen. Einige Kulturen, die am wenigsten Algenverunreinigung zeigten, wurden für spätere Versuche aufbewahrt.

3. Regenerationskulturen aus Teilen diploider Sporophyten.

Bei derartigen Regenerationsversuchen ist hauptsächlich dafür Sorge zu tragen, daß nicht Zellen mit eventuell schon reduzierter Chromosomenzahl aus dem sporogenen Gewebe mit dem übrigen Kapselgewebe zur Regeneration verwendet werden. Splachnum sphaericum ist in dieser Beziehung ein sehr günstiges Versuchsobjekt. Die gut entwickelte Apophyse bietet ein hinreichendes Ausgangsmaterial, so daß die Urne von der Apophyse abgetrennt werden kann, um die erstere von der Regeneration total auszuschließen.

Im gleichen Naturrasen vom Grünsee, gesammelt im Sept. 1918, entwickelten sich nach Überwinterung ganz unerwartet eine Anzahl von Sporogonien, die im Mai 1919 für eine Serie von 51 Regenerationskulturen verwendet wurden. Immer wurde die Urne von der Apophyse entfernt und diese selbst in zwei Längshälften zerlegt, welch letztere bei kräftiger Ausbildung nochmals halbiert wurden. Die Kulturgefäße 301—342 waren mit Rindsdüngererde versehen. Die Apophysenfragmente wurden im Verlaufe von 2 Wochen braun. Sämtliche Kulturen dieser Serie blieben ohne Erfolg. Die Kulturen 343—351 dagegen waren mit einem Substrat versehen worden, das aus der genannten Rindsdüngererde und feinem Lößsand im Verhältnis von 1:1 zusammengesetzt war. Dadurch wurde die Konzentration der Nährlösung stark herabgesetzt. Von neun Kulturen dieser Serie traten die ersten Regenerationsrasen auf in den Nummern 345, 347, 349, 350. Am Ende der 3. Woche nach Anlage der Kulturen waren in den betreffenden Erlenmeyern kleine frischgrüne Protonemaflöckchen zu beobachten.

Aus Sporogonien eines anderen Naturrasens von der Alp Roggenboden, unterhalb dem Grünsee, wurden im Juli 1919 einige gut entwickelte Sporogonien für die Kulturen 352 bis 360 benützt. In dreien davon (Nr. 352, 354, 355) wurden Regenerate festgestellt.

In einer weiteren Serie von 24 Kulturen mit Apophysenlängshälften (Nr. 361 bis 384) vom August 1919 blieb die Zahl der gebildeten Regenerate etwas zurück. Nur die Kulturen 379, 381, 382 und 383 zeigten Erfolg. Es stand mir also eine befriedigende Anzahl von diploiden Gametophyten-Rasen in Aussicht. Um die experimentellen

Untersuchungen weiter führen zu können, wurden anfangs August 1919 eine größere Anzahl von haploiden Kulturen angelegt. Von den übrig gebliebenen Kulturen der Oktoberserie 1918 wurde Nr. 202, aus der Regeneration einer Calyptra entstanden, als Stammkultur benützt. Durch Verwendung von Blättern und entlaubten Stengelfragmenten als Regenerationsobjekte entstand die Serie weiblicher Kulturen der Nrn. 585 bis 621. Die männliche Stammkultur Nr. 181 lieferte das Ausgangsmaterial zu der Ablegerserie Nr. 622—637.

Um für die weiteren Versuche auch diploides Gametophyten-Material zur Verfügung zu haben, das unter ganz gleichen äußeren Bedingungen und innerhalb des gleichen Zeitraumes gewachsen war, wurde die Kultur Nr. 349 als diploider Stammrasen für die Ablegerserie Nrn. 349/1—50 benützt[1]). Die Kultur 349 wie auch die übrigen zwei Stammkulturen Nr. 347 und 350 dieser Maiserie zeigten Ende August Blütenstände, meistens mit Archegonien, nur einzelne Individuen wiesen Antheridienstände auf.

Ebenso konnten in den haploiden Ablegerkulturen Archegonienstände beobachtet werden, dagegen blieben merkwürdigerweise die entsprechenden männlichen Rasen noch steril. Aus einem Naturrasen konnte ich jedoch eine beschränkte Anzahl von blühenden männlichen Pflanzen entnehmen. Infolgedessen konnten noch im Oktober 1919 die ersten Befruchtungsversuche ausgeführt werden.

IV. Vergleichung der haploiden und diploiden Gametophyten.

1. Die haploiden Gametophyten.

Schon die makroskopische, und namentlich die mikroskopische Prüfung der Stamm- wie auch der Ablegerkulturen führten zu einigen auffallenden Feststellungen.

Die Sprosse der haploiden Kulturen zeigten einen einigermaßen veränderten Habitus gegenüber denjenigen der natürlichen Standorte. Es sind in den Fig. 16 und 17 ein weiblicher und ein männlicher Gametophyt zur Darstellung gebracht.

Die weiblichen Gametophyten zeigten die an natürlichen Standorten nicht beobachtete Erscheinung, daß der Hauptsproß mit einer gut entwickelten Gipfelblüte abschließt, daneben aber häufig schon zwei weitere kräftige Seitensprosse aufweist, die nicht als Innovationen auf-

[1]) Die diploiden Ablegerkulturen führen zur Unterscheidung gegenüber den haploiden eine Doppelbezifferung: Die erste Ziffer bezeichnet die Stammkultur, die zweite dagegen die Nummer des Ablegers.

gefaßt werden können. Denn diese letzteren stellen den direkt unter dem terminalen Blütenstand der relativen Hauptachse gebildeten neuen Trieb dar. Bei diesen Kulturmoosen dagegen sind die Seitenachsen blattachselständig. Die Zahl der Verzweigungen kann auch mehr betragen und noch aus tiefer am Stämmchen befindlichen Blattachseln ihren Ursprung nehmen. Die Frage trat natürlich sofort in den Vorder-



Fig. 16. Fig. 18. Fig. 17. Fig. 19.

Fig. 16. Haploider ♀ Sproß aus Kultur Nr. 104. Vergr. 10 : 1.

Fig. 17. Haploider ♂ Sproß mit abnormalem Blütenstand am Ende des Hauptastes. Vergr. 10 : 1.

Fig. 18. Diploider ♂ Sproß mit abnormalem Blütenstand, rechts im Bild eine Gruppe vollentwickelter Antheridien. Vergr. 46 : 1.

Fig. 19. Abnormale, sterile Antheridien aus dem in Fig 18 dargestellten Blütenstand. Vergr. *a* u. *b* 150 : 1; *c* 340 : 1.

grund, welches Geschlecht, resp. welche Geschlechtsorgane diese Verzweigungen wohl aufweisen würden, ob schließlich doch noch die schon erwähnte Monoecie festzustellen sei. Alle die zahlreichen Seitenachsen, die ich bei Anlaß von Messungen und Befruchtungen darauf hin prüfte, zeigten stets das gleiche Geschlecht wie der Hauptsproß. Nur ist die

Zahl der Archegonien in der Regel eine geringere, als im Hauptblütenstand. Oder aber der Seitensproß war steril, d. h. es waren dann stets nur die kurzen Paraphysen vorhanden, die für den Archegonienstand charakteristisch sind. Diese Feststellung der konsequenten Eingeschlechtlichkeit der weiblichen Gametophyten ist für spätere Vergleiche von großer Bedeutung.

Die männlichen Sprosse haploider Rasen zeigten ganz analoge Erscheinungen. Auch hier war eine wechselnde Zahl von blattachselständigen, gleichzeitig blühenden Verzweigungen festzustellen. Jede derselben trug am oberen Ende einen männlichen Blütenstand. Die Zahl der Antheridien war auch hier eine wechselnde. Die niedrigste festgestellte Anzahl war drei, meist waren sie zahlreicher, immer aber zahlenmäßig hinter den gut entwickelten Antheridienständen des Hauptsprosses zurückbleibend.

Eine Eigentümlichkeit ist noch zu erwähnen, die sowohl bei den haploiden als auch bei den diploiden Sprossen männlichen Geschlechts auftrat. Die Hauptachse schloß sehr häufig mit einem Blütenstand ab, der von einem normalen gleichen Geschlechts in verschiedener Hinsicht abwich. Die typischen Perichätialblätter fehlten. An deren Stelle traten am Achsenende zwei oder auch drei Blätter, die in ihrer Form ganz an die Stengelblätter erinnerten (s. Fig. 17). Das innerste Blatt neigt sich ungefähr schirmartig über den Blütenstand. Ein solcher ist in Fig. 18 vergrößert dargestellt, aus einer diploiden Ablegerkultur entnommen. Von den Paraphysen waren stets sowohl die kurzen als auch die langen vorhanden.

Dagegen waren in solchen Blütenständen die Sexualorgane in ihrer Form den voll entwickelten Antheridien ziemlich gleich, jedoch bedeutend kleiner und schon im frischen, noch chlorophyllhaltigen Zustande stark durchscheinend. Nie habe ich aus denselben einen spermatozoidenhaltigen Gallertkörper austreten gesehen. Sie waren steril.

Die ganze Erscheinung ist wohl als eine Hemmungsbildung aufzufassen. Diese Feststellungen erfolgten nämlich während der Untersuchungen der Rasen im April und Mai 1920. Die Entwicklung der Pflanzen vollzieht sich bei der Laboratoriumskultur unter dem Einflusse einer bedeutend längeren Vegetationsperiode. Sie beginnt hier früher und allmählicher als in 2000 m Höhe. Da oben sind die Splachnumrasen eben bis in den vorgeschrittenen Frühling hinein unter dem Schnee begraben, somit den äußeren Einflüssen, namentlich der direkten Bestrahlung, entzogen. In Zürich wird die Vegetationsruhe frühzeitig gestört, indem die Vegetationsbedingungen natürlich unterhalb der opti-

malen Werte liegen, aber genügen, um die Wachstumstätigkeit beginnen zu lassen. Die Wärme- und Lichtquantitäten reichen zur Bildung normaler Sexualorgane jedoch noch nicht aus. Wenn dann Temperatur und Licht in optimalem Maße vorhanden sind, ist der Vegetationspunkt am Ende der Hauptachse durch die Bildung eines unvollkommenen Blütenstandes schon erschöpft, so daß dann die Entwicklung normal blühender Seitensprosse ausgelöst wurde. Im Laufe des Sommers sind männliche Blütenstände mit sterilen Antheridien nicht mehr festgestellt worden.

2. Die diploiden Gametophyten.

Die aus Sporogonium-Regeneraten erhaltenen Kulturen überraschten einigermaßen durch den verschiedenen Habitus der Sprosse in den einzelnen Rasen. Wir müssen unterscheiden zwischen normal geformten diploiden Gametophyten und denjenigen Formen, die ich als monströse bezeichne. Die ersteren sind in der großen Mehrzahl der Kulturen vorhanden. Von insgesamt 15 erfolgreichen Kulturen[1]), aus Sporogonregeneration hervorgegangen, wiesen drei davon Rasen auf, deren monströse Sprosse sowohl gegenüber den normal ausgebildeten als auch unter sich wieder verschiedene Ausbildung erkennen ließen.

A. Die Normaldiplonten.

Die Sprosse normal-diploider Gametophyten sind makroskopisch von den haploiden Pflanzen meiner Kulturen durchaus nicht zu unterscheiden. Und noch bei schwacher Vergrößerung glaubt man von den letzteren vor sich zu sehen. Vergleicht man jedoch die diploide männliche Pflanze der Fig. 20 mit der haploiden der Fig. 4, so bekommt man entschieden den Eindruck einer ziemlich ausgeprägten Differenz. Aber gar so eindeutig ist die Sachlage eben nicht. Schon die beiden männlichen Gametophyten der Fig. 17 u. 20, aus haploiden und diploiden Kulturen stammend, stehen einander in ihrer habituellen Entwicklung viel näher. Die Erklärung liegt in dem verschiedenen Alter der Vergleichspflanzen. Fig. 4 stellt eine eben dem Protonema entsprungene Pflanze dar. In meinen Kulturen genügten unter optimalen Bedingungen 5 Wochen von der Sporenaussaat bis zum ersten Auftreten blühender Sprosse.

Die relativ großen und zahlreichen Antheridienstände der diploiden Sprosse (Fig. 20) sind in nicht ganz so kräftiger, aber ähnlicher Ausbildung auch in den haploiden Kulturen zu finden. In den diploiden

[1]) Zu den bisher genannten drei Serien solcher Kulturen kam eine vierte hinzu, angelegt im April 1920.

Rasen ist diese kräftige Form selten. Sie stellt eine Art Parallelform dar zu den Pflanzen der diploiden Kultur 354, die erst später zur Darstellung gelangt.

Die Pflanze sowie die Protonemazeichnung in Fig. 22 sind der Ablegerkultur 381/5 entnommen. Auch dieses Protonema zeigt gesteigerte Größenverhältnisse. Die Endzelle ist bedeutend kräftiger entwickelt,

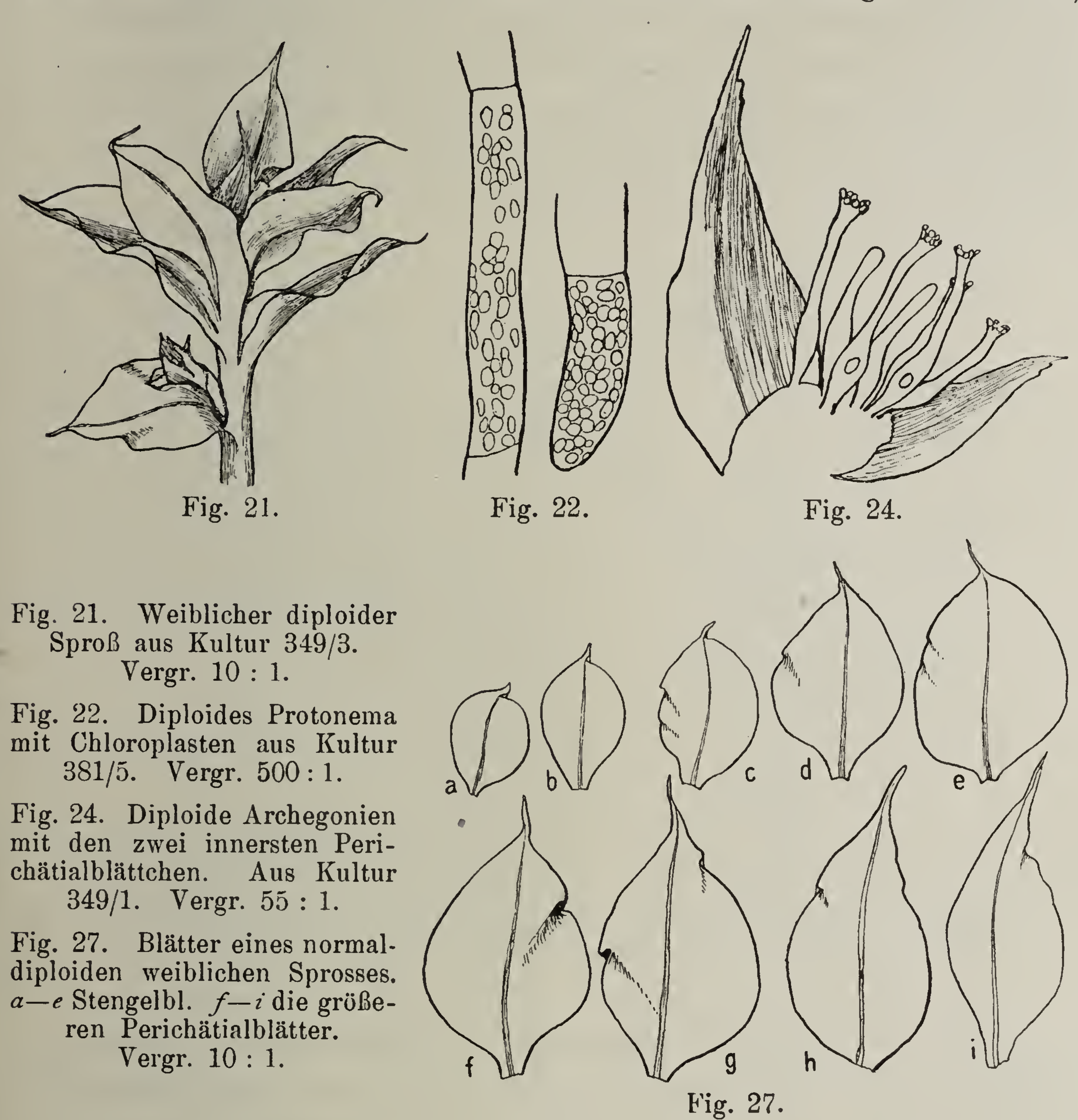


Fig. 21. Weiblicher diploider Sproß aus Kultur 349/3. Vergr. 10 : 1.

Fig. 22. Diploides Protonema mit Chloroplasten aus Kultur 381/5. Vergr. 500 : 1.

Fig. 24. Diploide Archegonien mit den zwei innersten Perichätialblättchen. Aus Kultur 349/1. Vergr. 55 : 1.

Fig. 27. Blätter eines normaldiploiden weiblichen Sprosses. *a—e* Stengelbl. *f—i* die größeren Perichätialblätter. Vergr. 10 : 1.

als eine entsprechende eines haploiden Rasens. Merkwürdigerweise differieren die Chlorophyllkörner, wenn man ihre kleinsten und größten Formen mit den analogen Organen haploider Fäden vergleicht, wohl kaum.

Auch der Vergleich der weiblichen Gametophyten der Fig. 5, 16 und 21 ist nicht eindeutig. Fig. 5 fällt außer Betracht, da ja, wie ich schon erwähnte, die fertilen Sprosse ihre Perichätialblätter während des Wachstums des Sporogons zu großen Organen entwickeln. Hier

könnte man höchstens Pflanzen mit ausgereiftem Sporogon miteinander vergleichen (s. Fig. 12). Und auch dann müßte man nur Individuen ungefähr gleicher Größe einander gegenüberstellen. Denn auch im natürlichen Rasen variiert die Sproßgröße ziemlich stark. Zu diesem Zwecke müßte eine größere Zahl von Sporogonien tragenden Pflanzen zur Verfügung stehen, über die ich nicht verfügte. Aus dem Vergleich der weiblichen Pflanzen in den Fig. 16 u. 21 könnte indessen auf ein deutliches Überwiegen in Bezug auf das Ausmaß der Blätter bei der diploiden Form geschlossen werden. Hingegen muß ich auch hier die einschränkende Beobachtung anführen, daß in fast allen Kulturen der weiblichen Rasen der beiden heteroploiden Formen einzelne Individuen auftreten, welche ihr perichätiales Blattbüschel bedeutend vergrößern, ohne daß ein junges Sporogon zu beobachten wäre. Solche Pflanzen zeigen stets einen Blütenstand mit absterbenden Archegonien. Selbst in Naturrasen konnte ich diese Erscheinung feststellen.

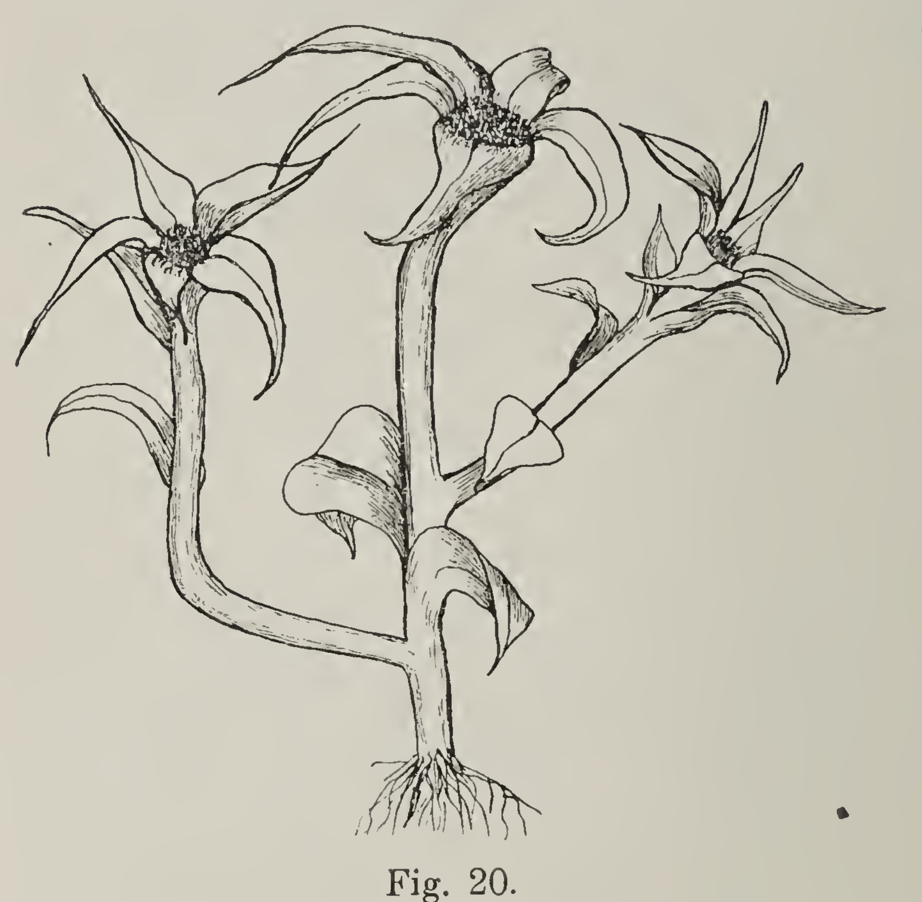


Fig. 20.

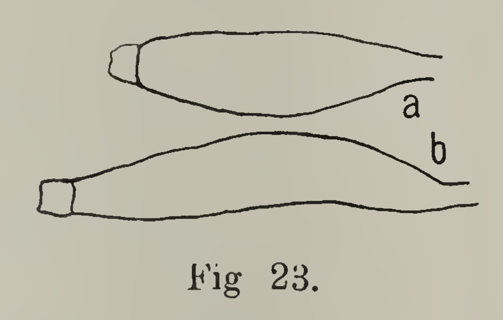


Fig 23.

Fig. 20. Männlicher diploider Sproß aus Kultur 81/1. Vergr. 10 : 1.
Fig. 23. Diploide Antheridien aus Kultur 349/43. Vergr. 55 : 1.

Auch die Geschlechtsorgane der diploiden Gametophyten zeigen, verglichen mit denjenigen der haploiden Pflanzen, keine auffallenden Veränderungen. Auf genauere Einzelheiten werden wir dann noch besonders einzugehen haben. Die Antheridien variieren in ihrer Form (Fig. 23), wie dies auch für die haploiden Organe festgestellt werden konnte. Ebenso waren kurze und lange Paraphysen zwischen die Antheridien eingestreut. Die weiblichen Geschlechtsorgane zeigen ebenfalls das typische schon bekannte Bild. In der in Fig. 24 dargestellten Gruppe fallen einige Archegonien etwas auf durch ihre besondere Länge. Die kurzen Paraphysen schwanken auch hier stark in ihrer äußeren

Gestalt. Neubildungen sind die in Fig. 25 dargestellten Paraphysen. Die Endzelle erscheint nochmals durch eine Querwand geteilt, so daß sie aus zwei Fußzellen und zwei Endzellen besteht. Paraphysen dieser Art sind in den diploiden Archegonienständen ziemlich häufig anzutreffen gewesen.

Etwas neues begegnet uns in den Blättern des Perichätialbüschels männlicher Blütenstände, von denen eines in Fig. 26 dargestellt ist. Anläßlich der Vornahme von Befruchtungsversuchen, wobei stets die verwendeten Antheridienstände unter dem Mikroskop geprüft wurden, fanden sich in der diploiden Ablegerkultur 349/43 Antheridienstände

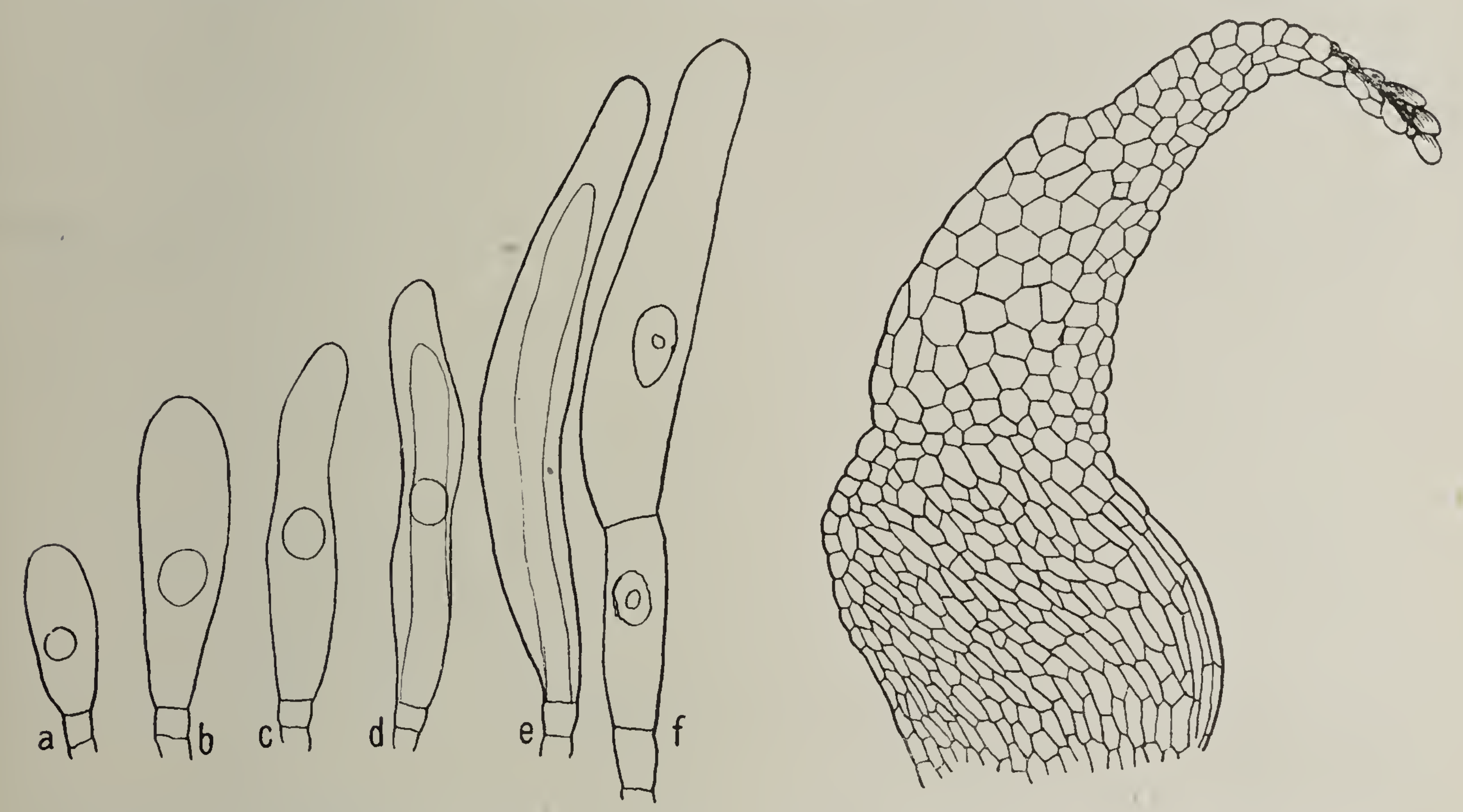


Fig. 25. Verschiedene Formen von diploiden Paraphysen aus Archegonienständen, zum Teil mit Kern und degenerierendem Protoplasten. Vergr. 240 : 1.

Fig. 26. Blatt aus dem Endbüschel eines ♂ diploiden Sprosses aus Kultur 349/43, obere Hälfte monströs, untere normal ausgebildet. Vergr. 86 : 1.

mit auffallend krausen, kurzen Perichätialblättern. Bei stärkerer Vergrößerung solcher Blättchen zeigten sich die eigenartigen histologischen Verhältnisse, wie sie in Fig. 26 wiedergegeben sind. Alle Hüllblätter eines Blütenstandes wiesen die gleiche Abnormität auf. Dagegen waren solche Sprosse nicht sehr häufig. Es ist die eine Blatthälfte von unten gesehen dargestellt. Der vordere Teil ist aus auffallend großlumigen, isodiametrischen Zellen aufgebaut. Die Blattrippe ist hier nicht ausgebildet, ihre Zellen zeigen keine Differenz gegenüber denjenigen der Blattfläche. Die histologische Ausbildung dieser Blatthälfte erinnert etwas an diejenige der monströs-diploiden Blätter. Etwas unterhalb der Mitte geht dieses großzellige Blattgewebe ziemlich unvermittelt über

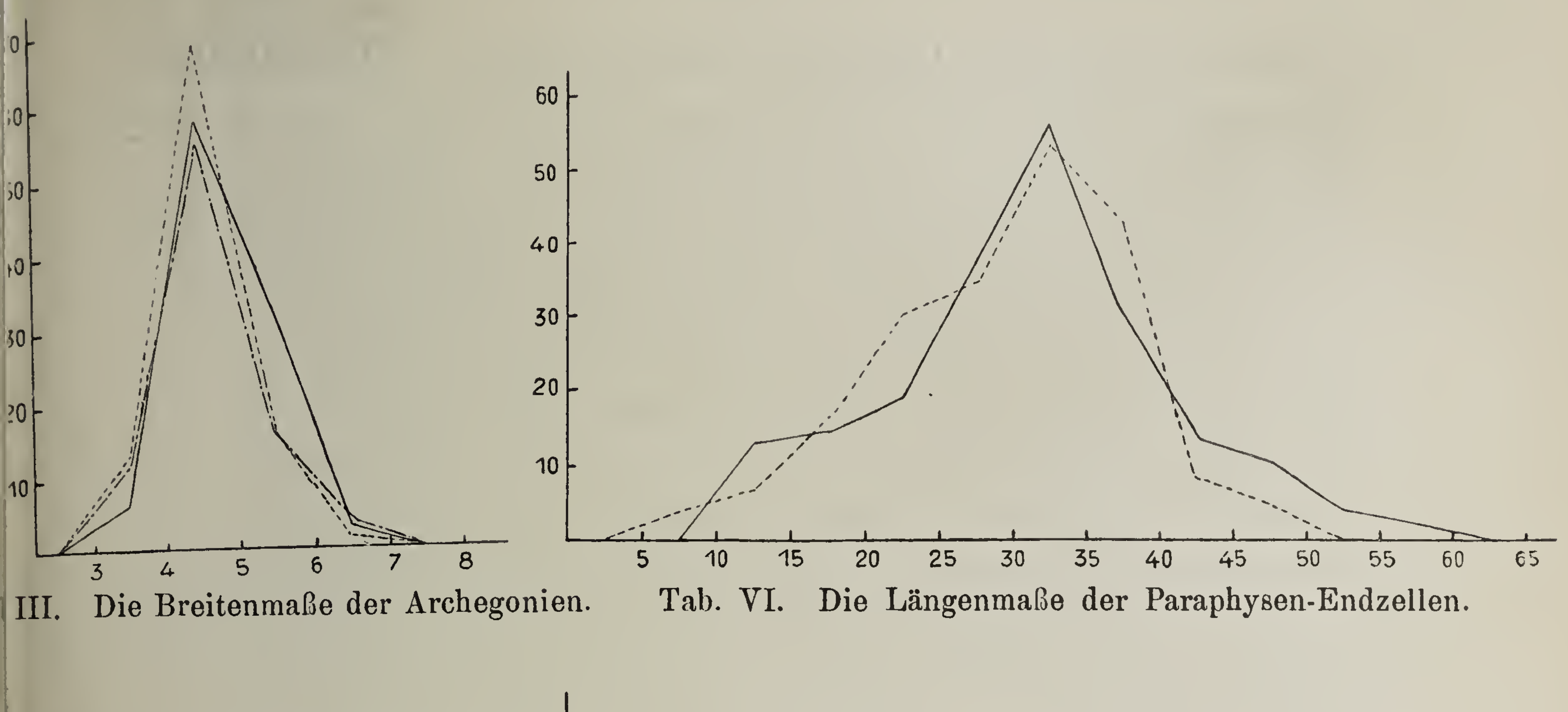
Tab. I. Die Anzahl der Blattzellen.

Tab. II. Die Längenmaße der Archegonien.

Tab. V. Die Breitenmaße der Antheridien.

Tab. VII. Die Breitenmaße der Paraphysen-Endzellen.

Tab. X. Die Zell-Volumina der Paraphysen-Endzellen.



III. Die Breitenmaße der Archegonien. Tab. VI. Die Längenmaße der Paraphysen-Endzellen.

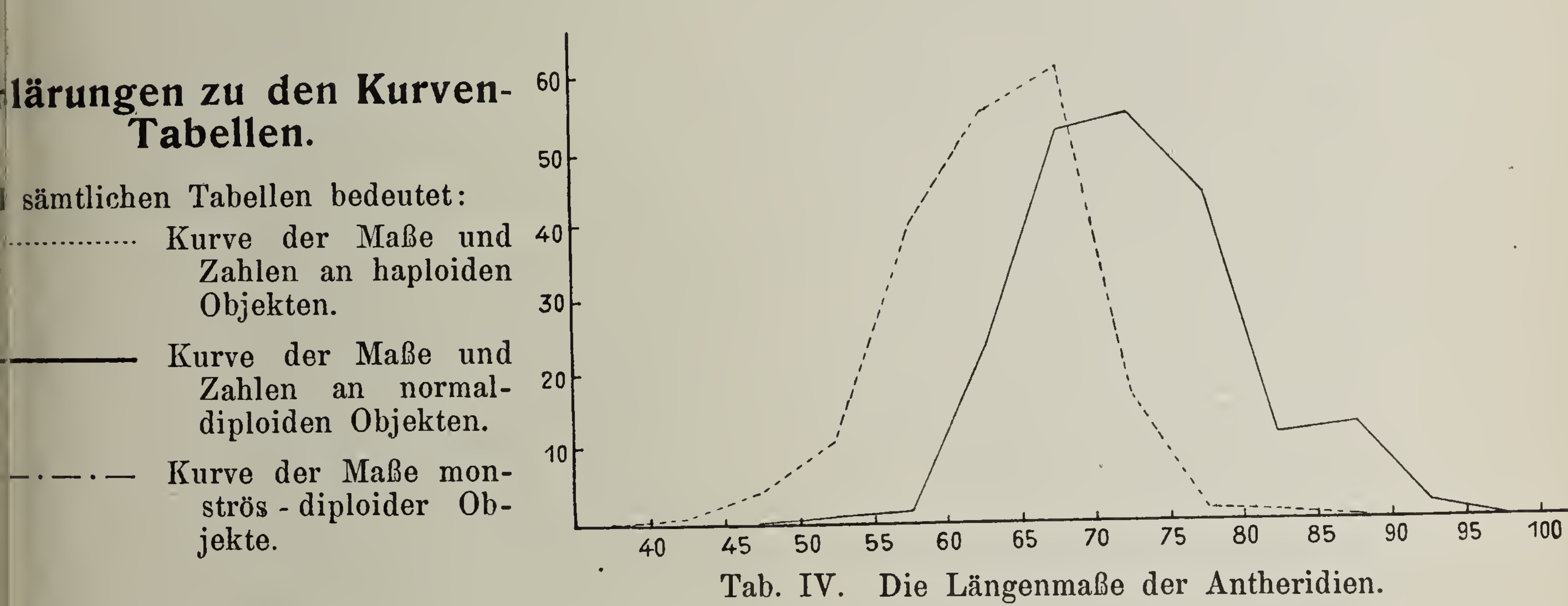
lärungen zu den Kurven-Tabellen.

sämtlichen Tabellen bedeutet:

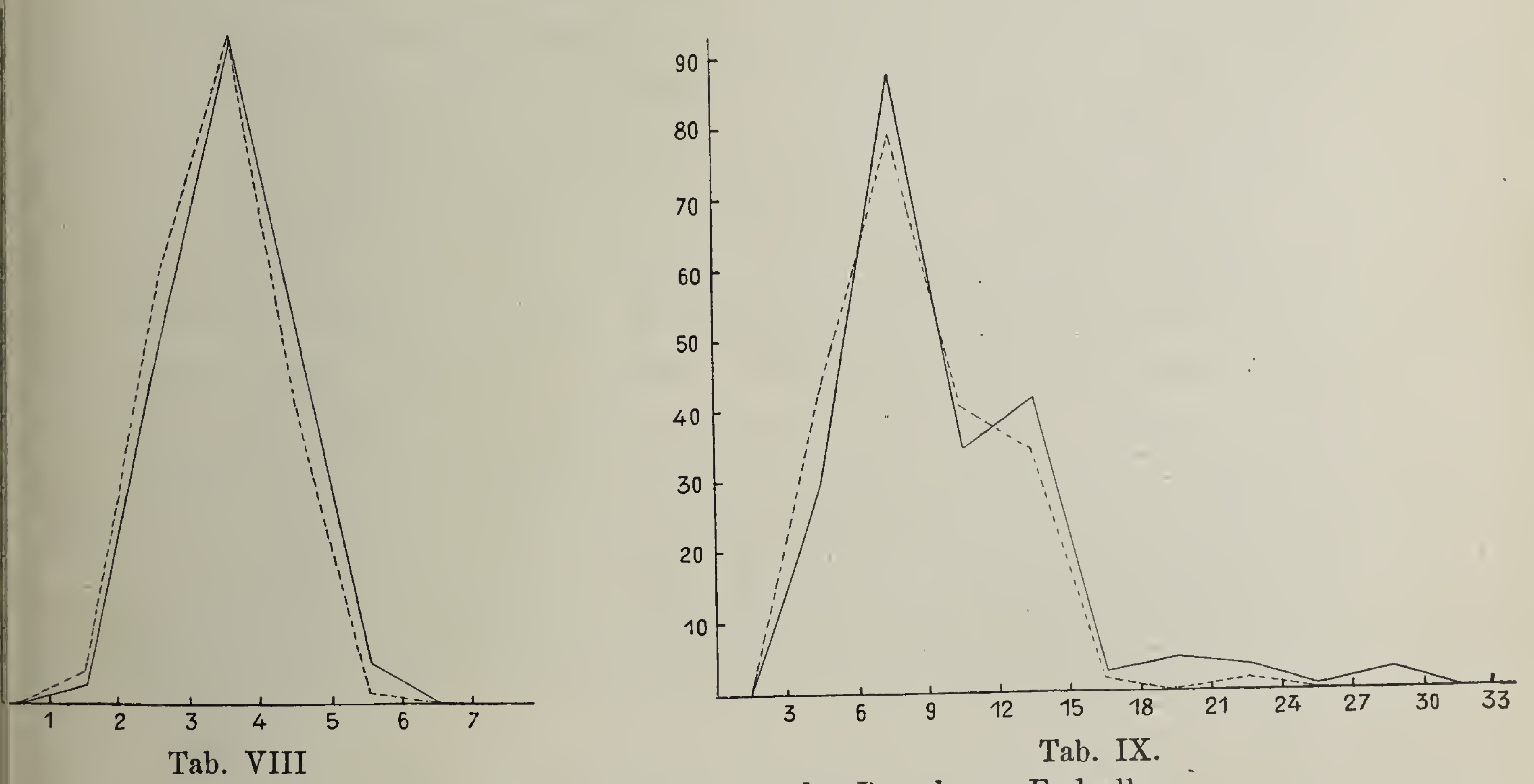
.... Kurve der Maße und Zahlen an haploiden Objekten.

——— Kurve der Maße und Zahlen an normal-diploiden Objekten.

—·—·— Kurve der Maße monströs-diploider Objekte.



Tab. IV. Die Längenmaße der Antheridien.



Tab. VIII Tab. IX.

Tab. VIII. Die Kerndurchmesser der Paraphysen-Endzellen.

Tab. IX. Die Kern-Volumina der Paraphysen-Endzellen.

in die für die untere Blatthälfte normaler Blätter typische Zellform. Auch die Mittelrippe erhält ihre normale Ausgestaltung. Eine Deutung dieses Kuriosums ist bis zu einem gewissen Grade möglich: Die Wachstumszone des Moosblattes liegt an der Basis. Das monströse Zellgewebe ist also zuerst gebildet worden. Dann erfolgte plötzlich der Übergang in normale Wachstumstätigkeit. So weit scheint die Sache klar zu sein. Aber wo liegen die Ursachen eines solchen Wechsels? Sind es äußere oder innere Bedingungen? Und wie hätte man sich eine solche Erscheinung eventuell zytologisch zu erklären? Ist eine Rückkehr der „monströsen Diploidie“ zu der normalen denkbar? Wir werden diese gleiche Frage bei anderer Gelegenheit noch einmal aufwerfen müssen.

Der morphologische Vergleich der haploiden und diploiden Sprosse genügt, wie wir sehen, keineswegs, um die heteroploiden Formen gegeneinander abgrenzen zu können. Die Änderungen in der Kernplasmarelation bedingen hier keine augenfällige Umwandlung der äußeren Struktur des Organismus. Wir müssen den Ausdruck des Verhältnisses zwischen Chromatinmasse einerseits, Kern- und Zellgröße anderseits vielleicht mehr im Sinne einer Volumenveränderung der ja räumlich gebauten Organismen auffassen. Die lineare Differenz zwischen heteroploiden Gewebeelementen, Organen usw. wäre dann viel geringer. Auf diesen Umstand haben schon El. und Em. Marchal aufmerksam gemacht (1909). Solche Vergleiche erhalten folglich erst ihre volle Beweiskraft, wenn auf Grund von linearen Messungen kleinster Gewebeeinheiten die entsprechenden Volumina ermittelt und diese dann in vergleichende Beziehung gesetzt werden können. Hierbei muß dann wieder eine andere typische Erscheinung genügende Berücksichtigung finden: Die fluktuierende Variabilität der Organismen, die sich ja ebenfalls in dem verschiedenen räumlichen Ausmaße der aufbauenden Elemente darstellt. Es wird also nötig sein, bei solchen Vergleichen die oberen und unteren Grenzwerte der zu vergleichenden Variationsreihen methodisch zu berücksichtigen. Denn: Wenn ich eine haploide Plusvariante und eine diploide Minusvariante, oder umgekehrt eine haploide Minus- und eine diploide Plusvariante zueinander in Beziehung setze, so kommt beide Male ein Ergebnis zustande, das nach der einen oder anderen Seite irreführt. Im ersteren der beiden möglichen Grenzfälle gelange ich zu einer Ablehnung, im zweiten zu einer Bestätigung der empirischen Feststellbarkeit und damit der Kernplasmarelation überhaupt. Diese notwendige Forderung nach Berücksichtigung der fluktuierenden Variabilität erfüllt offenbar die variationsstatistische Behandlung eines und desselben Merkmales der haploiden und diploiden Form.

Wir dürfen nun allerdings nicht vergessen, daß damit bloß die quantitative Änderung der Chromatinmasse zur Berücksichtigung gelangt. Durch die Vereinigung der männlichen und der weiblichen Chromosomengarnitur ist aber auch eine qualitative Veränderung des diploiden Chromosomensatzes bedingt. Splachnum sphaericum zeigt verschiedene morphologische Ausbildung des männlichen und weiblichen Sprosses. Wir haben ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus vor uns. Die Formveranlagungen in der Erbsubstanz müssen folglich in beiden Geschlechtern verschieden sein. Im diploiden Sporophyten sind sie vereinigt, kommen aber im ganz anders gebauten Sporogon nicht zum Ausdruck. Wenn aber solches Sporophytengewebe regeneriert, so treten am diploiden Regenerationsprotonema ebenfalls bivalente Geschlechtssprosse auf. Wie verhalten sich jetzt die beiden vereinigten geschlechtsdifferenten formativen Anlagen? Sind die einander in Verzweigung und Beblätterung genäherten männlichen und weiblichen Diplonten der Ausdruck eines Kompromisses, oder aber nur das Ergebnis der, wie schon angedeutet wurde, veränderten Standortsbedingungen? Die Antwort auf diese Frage ist maßstatistisch nicht zu geben, wohl aber durch das, allerdings komplizierte Regenerationsexperiment am natürlichen Standort selbst.

El. und Em. Marchal haben nun zu solchen Vergleichszwecken Organe und Zellen verwendet, die zu einem bestimmten Zeitpunkte ihrer Entwicklung ein ziemlich konstantes Größenverhältnis aufweisen. Sie haben verglichen die Blattzellen der haploiden und diploiden Form. Aus Länge und Breite und Tiefe der Zellen korrespondierender Teile der Blattlamina und daraus berechnetem Volumen zeigte sich deutlich eine ungefähre Verdoppelung des Zellraumes der bivalenten Formen ihrer Versuchsmoose. Ferner benützten die beiden Forscher als Vergleichsobjekt die Kern- und Zellvolumina im antheridialen Gewebe, die Spermatozoiden im noch aufgerollten Zustande innerhalb des Gallertkörpers, die Eizelle und ihren Kern, Länge und Breite der Antheridien und Archegonien. Es sind wohl ziemlich die geeignetsten Objekte. Ich mußte deshalb einen ähnlichen Weg einschlagen, um meine haploiden zu den normalen diploiden Formen in vergleichende Beziehungen bringen zu können.

Die Vergleichung der Zellen eines bestimmten Bezirkes der Blattlamina schien mir wegen der sehr schwankenden Größe und Gestalt der Zellen (Fig. 6 und Fig. 27) und der recht verschiedenen Größe der Blätter eines einzelnen Moosstämmchens nicht besonders günstig. Ich unternahm es dann, die Zahl der Zellen der Lamina in ihrer größten

Breite zu bestimmen. Eine feine Tuschelinie wurde auf einem Deckglas aufgetragen und dieses dann ins Okular gelegt. Dadurch wurde das Gesichtsfeld des Mikroskops ungefähr im Durchmesser von einer geraden Linie durchzogen. Dieser Geraden entlang wurden auf beiden Laminahälften diejenigen Zellen gezählt, die von der Linie geschnitten wurden. So wurden ca. 200 Blätter bearbeitet, und zwar waren es jeweils die drei größten Stengelblätter von meist noch nicht blühenden Pflanzen. Differierten die zwei Blatthälften in der Anzahl der Zellen, so wurde die Hälfte mit der größeren Zahl der Zellen benützt. Sämtliche Zählungen ergaben Varianten, deren Zellenzahl zwischen 20 und 55 pro Blatthälfte schwankte. Diese Varianten wurden in Klassen eingeordnet, die je fünf Einheiten umfassen. Die graphische Darstellung dieser Zählungen ist in Tabelle I gegeben. Die Minusvarianten der haploiden Blätter beginnen mit der Klasse von 15—20 Zellen pro Blatthälfte, diejenigen der diploiden Blätter dagegen erst in der nächstfolgenden Klasse. Im ganzen ist ersichtlich, daß die Kurve der diploiden Blätter in der Richtung nach den höheren Klassen verschoben ist.

Ein ziemlich günstiges Objekt für Messungen mit dem Okularmikrometer sind die Sexualorgane der Moose. Deshalb habe auch ich dieselben benützt. Die Präparate wurden zu diesem Zwecke hergestellt, indem die Archegonienstände, sorgfältig entblättert bis auf die kleinsten Perichätialblättchen, unter dem Deckglas durch leichten Druck zerstreut wurden. Die Archegonien lösten sich von ihrer Ansatzstelle durch Zerreißen in der Zone der Fußzellen los, als dem Ort des geringsten Widerstandes. Zur Messung wurden bloß reife Archegonien benützt, bei welchen der Hals geöffnet war. Mit dem Meßokular 2 von Leitz und Objektiv 3 Leitz wurden dann die größte Länge von der oberen Fußzelle an bis zum Rand des Archegonienhalses und die größte Breite des Archegonienbauches festgestellt in Teilstrichen des Okularmikrometers. Nicht selten sind die Archegonien in der Halspartie etwas gekrümmt. In solchen Fällen wurde die Mitte der stärksten Wölbung unter den Teilstrich 50 der Okularmikrometerskala, also in die Mitte des Gesichtsfeldes orientiert. Nach der Messung der unteren Partie konnte dann durch Drehung des Okulars auch die andere Hälfte der Archegonienlänge als Fortsetzung der ersten Ablesung festgestellt werden, ohne daß die Skala gegenüber dem Archegonium verschoben worden wäre. Es wurden so 107 haploide und 116 diploide Archegonien gemessen. Die Frequenz in den einzelnen Größenklassen[1])

---

1) Die Klassen wurden gebildet, indem für die Archegonienbreite der Abstand von je zwei, für die Länge dagegen von je fünf Teilstrichen als Klasse festgestellt wurde.

wurde auf 100 Varianten umgerechnet. So konnten dann die Kurven für die Tabelle II für die Archegonienlänge, und Tabelle III für die Breite erstellt werden. Die Breiten differieren nur wenig zwischen den haploiden und diploiden Archegonien. Immerhin ist eine schwache Verschiebung der diploiden Kurve nach rechts festzustellen. Ausgeprägter weichen die Kurven der Längenmaße auseinander. Die diploiden Archegonien zeigen eine durchschnittlich größere Längenentwicklung als die haploiden. Danach müßten wir den formativen Einfluß der verdoppelten Chromatinsubstanz in einer intensiveren Längsentwicklung der Organe suchen.

Die männlichen Sexualorgane wurden gemessen mit dem Meßokular 2 und Objektiv 4. Denn die optische Kombination mußte sich jeweils der natürlichen Größe des zu messenden Objektes anpassen. Dieses muß in seiner ganzen Länge in das Gesichtsfeld des Mikroskops fallen und doch soll die größtmögliche Vergrößerung angewendet werden können, um die Fehlerquellen nach Möglichkeit einzuschränken. Auf diese Weise wurden 364 haploide und 423 diploide Antheridien gemessen. Es kamen auch hier nur solche in Betracht, die den Gallertkörper ausgestoßen hatten. Dies ist ja leicht festzustellen. Sie zeigen dann nämlich keine Spitzenzelle mehr, sondern nur noch einen Ring von hyalinen Zellen, der zum Entleerungsmechanismus gehört (Fig. 8 und 23). Durch diese Auswahl wird verhindert, daß man noch nicht ausgewachsene Antheridien in die Minusvarianten einbezieht. Die Anzahl der Varianten in den einzelnen Klassen wurde auf 200 zurückgerechnet. Die graphische Darstellung der Ergebnisse ist in den Kurventabellen IV und V ausgeführt. Trotz der zirka viermal größeren Zahl der Messungen ist eine vollständige Übereinstimmung mit den Archegonienkurven festzustellen. Die Antheridienbreitenkurven decken sich so ziemlich, sogar viel ausgeprägter als in Tabelle III. Anders dagegen liegen die Verhältnisse für die Länge der Antheridien: Ein sehr eindeutiges Abweichen der diploiden Kurve in der Richtung der größeren Klassen ist hier zu konstatieren.

In den Marchalschen Untersuchungen hat sich das Verhältnis der haploiden und diploiden Gametophyten-Generation ganz überraschend genau im Einklang finden lassen mit den nach der Kernplasmahypothese zu erwartenden theoretischen Resultaten. Es war für mich recht interessant und dies namentlich in bezug auf später zu besprechende Resultate meiner Untersuchungen, die analogen Beziehungen in bezug auf die Kernplasmarelation ebenfalls zu prüfen. Für meine makroskopisch von den haploiden nicht zu unterscheidenden diploiden Gameto-

phyten mußte ich ein Objekt suchen, an welchem die Relationen zwischen Zelle und Kern gut zu studieren, also statistisch zu fassen waren. Ich glaubte, in der Spitzenzelle der kurzen Paraphysen (ich wählte diejenigen des weiblichen Blütenstandes) ein günstiges Objekt gefunden zu haben. Diese Paraphysen sind leicht zugänglich, relativ groß, der Kern gut sichtbar auch im lebenden Zustand, dazu konnten die Messungen mit stärkerer Vergrößerung ausgeführt werden. Die Messungen wurden ausgeführt mit dem Meßokular 2 und Objektiv 6a von Leitz. Die Paraphysen, frischen Archegonienständen entnommen, wurden ins Wasser eingelegt. Zur besseren Sichtbarmachung des Kerns wurden sie mit Methylgrün-Essigsäure fixiert und gefärbt. Die Farbstoffspeicherung war keine intensive und verschwand bald wieder, genügte aber für die rasch vorgenommenen Messungen vollständig. Wie aus den Fig. 11 und 25 zu sehen ist, sind die kurzen Paraphysen recht verschieden gestaltet und zwar sowohl bei den männlichen, wie auch bei den weiblichen Blütenständen. Viele Paraphysenendzellen waren leer, der Inhalt degeneriert, so daß eine Kernmessung ausgeschlossen war. Es wurden Länge und maximale Breite von 211 haploiden und 218 diploiden Spitzenzellen gemessen, und, wenn sie sichtbar waren, auch deren Kerne, sofern sie nicht offensichtliche Degenerationserscheinungen zeigten. Die graphische Darstellung der betreffenden Ergebnisse ist in der VI., VII. und VIII. Tabelle wiedergegeben. Merkwürdigerweise finden wir das Verhältnis zwischen Länge und Breite der Spitzenzellen der haploiden und diploiden Formen gerade umgekehrt gegenüber den Maßen der Antheridien und Archegonien. Die zwei Längenkurven zeigen ziemliche Kongruenz. Dagegen überschreiten die Breitenmaße der diploiden diejenigen der haploiden merklich. Eine Erklärung für diese Erscheinung vermag ich nicht zu geben. Noch auffallender ist dagegen die geringe Abweichung der Durchmesserkurven für die Kerne. Darin liegt wohl der Umstand ausgedrückt, daß eben ein großer Teil der Protoplasten in Degeneration begriffen war und folglich auch die Kerne ihre ursprüngliche Ausdehnung nicht mehr besaßen. Diese Erscheinung trat allerdings sowohl in haploiden als auch in diploiden Blütenständen auf, auch wenn in den betreffenden Archegonienständen noch ganz junge Stadien neben schon ausgewachsenen und absterbenden Archegonien vorhanden waren. Man hätte offenbar auch alle jene Spitzenzellen ausscheiden müssen, bei welchen der Protoplast samt Kern Zeichen von Degeneration aufwiesen oder schon ganz fehlten. Aber dann hätte man viel kostbares Material opfern müssen, das mit Rücksicht auf noch anderweitige Versuche nicht zerstört werden

konnte. Die gleiche Erscheinung liegt auch den zwei folgenden Kurventabellen IX und X zugrunde. Hier gelangten die Voluminaverhältnisse der gemessenen Zellen und Kerne zur Darstellung. Die ersteren wurden als regelmäßige Zylinder aufgefaßt und aus Länge und Breite ihr Rauminhalt bestimmt. Für die Kerne wurde Kugelgestalt angenommen. Auch wenn sie eine länglich-elliptische Form als Anpassung an entsprechende Raumverhältnisse der oft langen, aber schmalen Spitzenzellen aufwiesen. In solchen ziemlich häufigen Fällen wurden jeweils der große und der kleine Durchmesser festgestellt und der Mittelwert aus beiden als Kreisdiameter benützt. Das etwas geringe Überwiegen der Kerndurchmesser der diploiden Zellen in Tabelle VIII zeigt sich selbstverständlich auch in der Kernvolumentabelle. In diese sind die Volumina von 135 haploiden und 177 diploiden Nuklei, auf 200 umgerechnet, eingetragen worden. Die Abweichung ist nicht sehr ausgeprägt, wie man es hätte erwarten sollen. Die Ursachen sind jedenfalls in den schon erwähnten Degenerationserscheinungen zu suchen. Um so eindeutiger spricht die Volumenkurve der Spitzenzellen. Die diploide Kurve greift weit über die haploide hinaus.

Da außer in diesen Paraphysenendzellen keine andern Kernmessungen ausgeführt werden konnten, war es notwendig, für die vorhandenen Volumenbestimmungen die Mittelwerte festzustellen, um sie in Vergleich bringen zu können mit den diesbezüglichen Ergebnissen aus den Untersuchungen von El. und Em. Marchal. Sie geben zwar über die Anzahl der ausgeführten Messungen keine genaueren Angaben, sondern einfach die Mittelwerte und die zugehörigen Verhältniszahlen derselben. Diese letzteren schwankten um die Zahl 2 herum. Ich führe nur einige Volumquotienten an. Sie betragen:

Für Blattzellen von Bryum caespititium 2,3
„ „ „ Mnium hornum 1,8
„ „ „ Amblystegium serpens 2

Für Zellen im Antheridiengewebe von:
Mnium hornum in jungen Antheridien 1,7
„ „ in mittleren Antheridien 1,8

Für die Kerne im gleichen Gewebe der gleichen Art
in jungen Antheridien 1,7
in mittleren Antheridien 2,1
in großen Antheridien 2

Versuchsweise wurden auch noch im spermatogenen Gewebe solche Kernmessungen ausgeführt. Aber die Entscheidung, wann ich wirklich

einen Ruhekern vor mir habe, der einwandfrei vergleichbar gewesen wäre mit einem ebensolchen der anderen heteroploiden Form, konnte ich nicht sicher treffen. Die Mittelwerte von 30 gemessenen haploiden und diploiden spermatogenen Kernen fielen mir beinahe zusammen. Möglicherweise liegt der Fehler im methodischen Vorgehen meinerseits. Dagegen war es für mich interessant, wenigstens die Volumenquotienten der Paraphysenzellen und Kerne aufzustellen. Zeigte die bivalente Form von Splachnum sphaericum das gleiche Verhältnis zur univalenten wie bei den Marchalschen Versuchsmoosen? Der Mittelwert aus 135 haploiden Zellvolumina betrug 184,9, aus 177 diploiden dagegen 278,5. Der Volumquotient für diese Paraphysenendzellen beträgt somit 1,5. Der Mittelwert aus den 135, resp. 177 zugehörigen Kernvolumina ist zu 4,6 haploid und 6,8 diploid berechnet worden. Der betreffende Quotient ist 1,4. Was schon in der graphischen Darstellung zum Ausdruck kam, tritt hier noch markanter hervor: Die Diploidie scheint sich etwas zu wenig gegenüber der Haploidie abzuheben. Das Vergleichsobjekt war offenbar doch nicht ganz günstig gewählt. Dagegen unterliegen auch die Marchalschen Volumquotienten starken Schwankungen. Die Abweichungen vom Volumquotienten als Ausdruck der Kernplasmarelationsänderung in den diploiden Formen, der theoretisch ja 2 betragen müßte, mögen zum Teil noch im methodischen Vorgehen, in zu großen Fehlerquellen bedingt sein, zum Teil aber möglicherweise auch darauf beruhen, daß zufolge innerer Faktoren der theoretische Quotient 2 gar nicht zu Recht besteht, namentlich wenn experimentell oder zytologisch Anhaltspunkte gegeben werden könnten, daß die Auswirkung der Kernplasmarelation in der gleichen Pflanze infolge innerer oder äußerer Bedingungen nicht konstant zu sein braucht (vgl. Fig. 26 u. p. 24).

Diese variationsstatistischen Vergleiche abschließend, können wir feststellen, daß die diploide Gametophytengeneration sich zwar nicht in jeder auf Grund theoretischer Überlegungen denkbaren Richtung, aber immerhin doch bestimmt gegenüber den haploiden verschieden erweist. Dieser Nachweis ist sehr wichtig im Hinblick auf den folgenden Abschnitt.

B. Die monströs-diploiden Formen.

Ich habe diese so genannt, weil sie in ihrer äußeren Erscheinung wirklich etwas Auffälliges aufweisen. Wenigstens im Vergleich mit ihren Schwesterkulturen, den im vorhergegangenen Abschnitt besprochenen

normal aussehenden Sporogonregeneraten. In drei Kulturen waren solche monströsen Formen festzustellen:

In Kultur Nr. 354
" " " 355
" " " 404 b

und zwar jedesmal in einer etwas besonderen Ausbildung.

Die Kultur 354 zeigte schon eine Besonderheit in der Struktur des Rasens. Die normalen diploiden Kulturen wiesen stets mehr oder weniger dicht stehende, gegen die Peripherie scharf und geschlossen abgegrenzte Rasen auf, ganz ähnlich wie wir dies in den haploiden Kultur- und natürlichen Rasen auch finden. In Kultur 354 dagegen standen die einzelnen Sprosse viel isolierter, der Rasen war sehr locker. Es wird dies wohl darauf zurückzuführen sein, daß im Protonema die Knospen, aus denen die einzelnen Gametophyten hervorgehen, viel spärlicher, in größeren Abständen an den einzelnen Protonema-Ästen gebildet wurden.

Die einzelne Pflanze fällt schon makroskopisch auf durch ihren sehr kräftigen Wuchs. Auch in der 1 Jahr alten Stammkultur 354 ist Verzweigung der Sprosse nicht festgestellt worden. Die Beblätterung zeigt zwei verschiedene Formen. Das Habitusbild der Fig. 28 läßt die eine Art der Blattformen ziemlich deutlich erkennen. Die Stengelblätter weichen von der ursprünglichen Form ab: Aus stark verbreitertem Grund verschmälern sie sich allmählich und laufen in eine lange, lanzettliche Blattspitze aus. Die Perichätialblätter sind stark rinnig und noch in verstärkterem Maße nach rückwärts gebogen, als die Stengelblätter. Die künstlich plattgedrückte Blattfläche ist bedeutend breiter, als diejenige der normalen Form. Die Blätter des Endschopfes sind wohl deshalb so voll entwickelt (und zwar alle bis auf eines), weil im betreffenden Archegonienstand ein ganz junges Sporogon vorhanden ist. Es ist in der Abbildung deutlich zu erkennen. Diese Form zeigt sich folglich fertil. Doch davon dann nachher. Andere, allerdings seltenere Individuen zeigen die Blattformen der Fig. 29. Die Blätter sind gar nicht mehr als solche von Splachnum sphaericum zu erkennen, wie übrigens auch der erstbesprochene Blatttypus nicht. Diese Blätter zeigen die größte Breitenentwicklung in der vorderen Blatthälfte. Der Blattrand ist im vorderen Teil von ganz unregelmäßig geformten und angeordneten Zähnen oder Zacken besetzt. Die Blattspitze fehlt, denn es ist auch keine Blattmittelrippe vorhanden, oder nur ganz vereinzelt. Hie und da läßt sich auch die Tendenz zur Doppelbildung erkennen, indem das Blatt in der vorderen Partie eine mehr oder weniger tiefe

Einbuchtung zeigt. Die Blattformen der Fig. 29 sind einigen blühenden Sprossen entnommen mit ganz jungen Archegonienständen, daher sind hier auch die noch kleinen Perichätialblättchen vorhanden, die auf einmal die Mittelrippe besitzen. Eines davon zeigt die Gabelung der Blattspitze. Dieser auffallend unregelmäßige, gestörte Blattypus wird

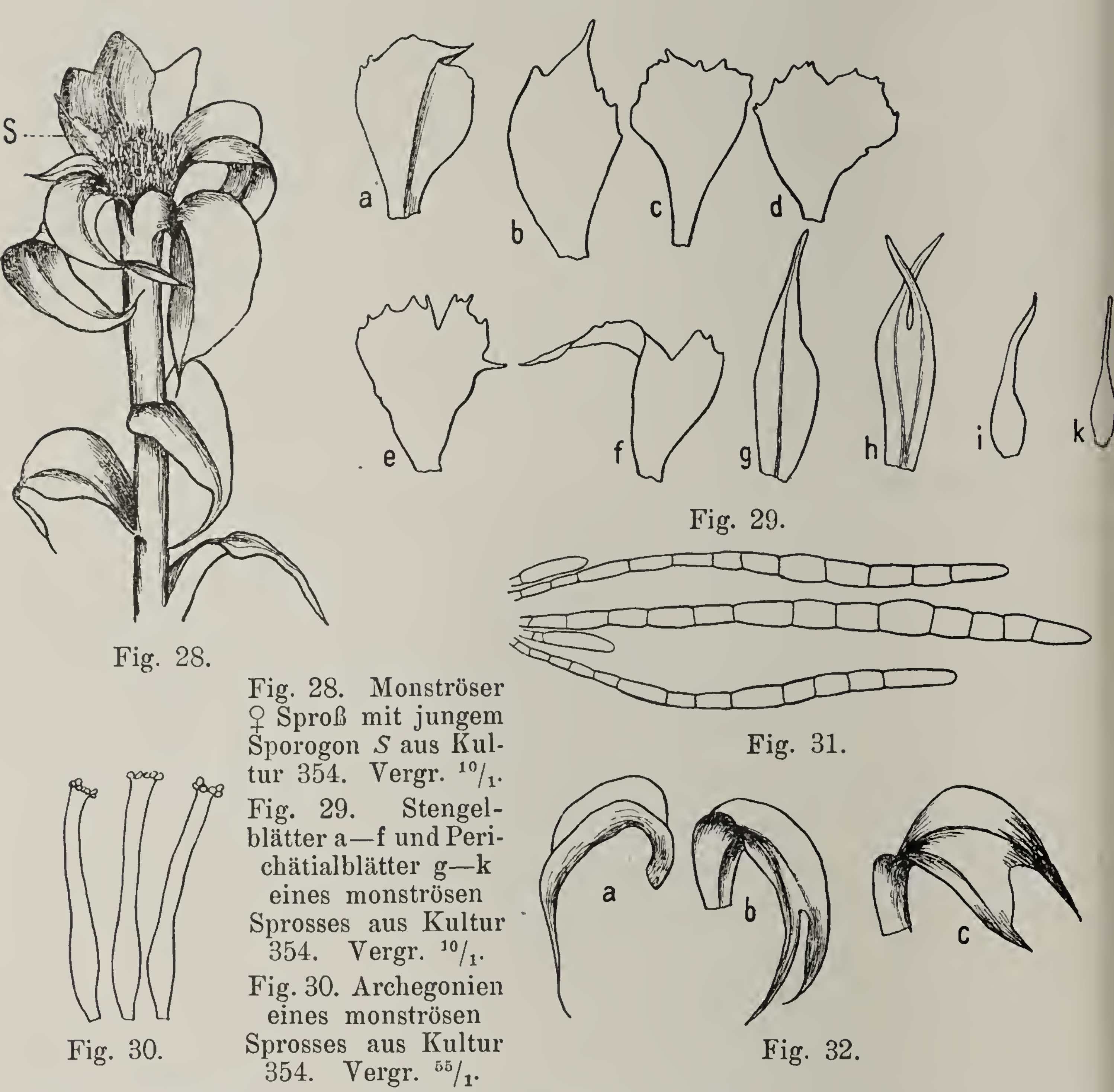


Fig. 28. Monströser ♀ Sproß mit jungem Sporogon *S* aus Kultur 354. Vergr. $^{10}/_{1}$.

Fig. 29. Stengelblätter a—f und Perichätialblätter g—k eines monströsen Sprosses aus Kultur 354. Vergr. $^{10}/_{1}$.

Fig. 30. Archegonien eines monströsen Sprosses aus Kultur 354. Vergr. $^{55}/_{1}$.

Fig. 31. Paraphysen aus dem Blütenstand eines monströsen Sprosses aus Kultur 354. Vergr. $^{86}/_{1}$.

Fig. 32. Blätter eines Sprosses aus Ablegerkultur 354/4. Vergr. $^{10}/_{1}$.

uns in anderen Kulturen wieder begegnen. Der ganze Rasen läßt nur weibliche Infloreszenzen erkennen. Die Blütenstände fallen durch ihre außergewöhnlich hohe Zahl von Archegonien auf. In den normal diploiden Kulturen weisen die einzelnen Blütenstände maximal 39—40 Archegonien auf. In diesen Archegonienständen monströser Sprosse sind jedoch 300 Archegonien (maximal 330) sehr häufig, natürlich gibt

es auch schwächer besetzte. Die Form der Archegonien hingegen weicht von denjenigen der normalen nur in der Längenentwicklung etwas ab (Fig. 30). Die Längen- und Breitenmaße sind zu Vergleichszwecken an 100 solcher Archegonien festgestellt worden, die entsprechenden Kurven sind in die Tabellen II und III als strichpunktierte Linien eingetragen. Die Längenkurve greift deutlich nach rechts über die anderen zwei hinaus. Eine merkwürdige Erscheinung, deren Deutung vorläufig noch nicht möglich ist. Die Kurve der Breitenmaße der Archegonien fallen dagegen mit denjenigen der haploiden und normal-diploiden zusammen. Überraschenderweise wiesen diese monströsen Archegonienstände kurze und lange Paraphysen auf. Die kurzen Paraphysen, sonst das alleinige Begleitorgan der Archegonien, sind denjenigen in haploiden weiblichen Infloreszenzen an Form und Größe ungefähr gleich. Dagegen finden wir neben diesen die keulenförmigen Paraphysen, aber in deutlich stärkerer Entwicklung, als wir sie in den männlichen Blütenständen, und ausschließlich nur hier feststellen konnten (Fig. 31). Es ist dieser Befund sehr wichtig, denn er weist darauf hin, daß sich die antagonistische Geschlechtstendenz anzeigt.

Ist diese monströse Form konstant, wenn sie vegetativ zur Vermehrung gezwungen wird? Diese Frage drängte sich sofort auf. Um sie zu beantworten, wurden aus der Stammkultur 354 eine Anzahl von Ablegerkulturen hergestellt. Von 14 solcher Kulturen, in die jeweils zwei oder ein Blättchen des monströsen tiefrinnigen Typus oder ein Stengelfragment ausgelegt worden waren, haben 12 nach ca. 3 Wochen ein kräftiges Protonemaräschen gebildet. In der Folge entsproßten denselben Gametophytenrasen, die wieder die gleiche lockere Struktur aufwiesen, wie der Stammrasen. Die Archegonienstände waren wieder durch ihre große Zahl von Sexualorganen ausgezeichnet, im ganzen jedoch etwas weniger zahlreich als in der Mutterkultur. Die Blattformen der Fig 29 sind nicht mehr festgestellt worden. Hingegen war überall das tiefrinnige Blatt zur Ausbildung gelangt. In einzelnen Kulturen zeigten sich Anklänge an den flachen Blatttypus der normalblättrigen Pflanzen. In Fig. 32 sind einige auffallende Formen des tiefrinnigen Typus festgehalten. Es ist auch hier die Verdoppelungstendenz der Mittelrippe und der Blattlamina zu erkennen. In sämtlichen 12 Ablegerkulturen wurden ausschließlich weibliche Infloreszenzen festgestellt. Eine Durchbrechung des unisexuellen Charakters ist nirgends beobachtet worden. Erwähnt sei hier schon die Tatsache, daß das Ergebnis der Befruchtungen, die ich im Sommer 1920 mit der Stammkultur ausgeführt habe, überraschenderweise ein positives gewesen ist (s. Fig. 28).

Die monströse Form der diploiden Regenerationskultur 354 ist also in ihrer habituellen Ausbildung konstant, streng unisexuell und fertil.

In der gleichen Serie vom Juli 1920 fiel der Rasen der Kultur 355 noch mehr auf durch seine monströsen Sprosse. Schon der Protonemarasen, erst nur klein, dann langsam größer werdend, war intensiver grün gefärbt und blieb längere Zeit ohne Gametophytenbildung, als die übrigen Kulturen dieser Serie. Das stärkere Grün mag wohl den bedeutend größeren Chloroplasten zuzuschreiben sein (Fig. 33). Die Protonemazellen selbst sind, verglichen mit den analogen kriechenden und aufsteigenden Ästen des haploiden Rasens (Fig. 1) nicht durch besondere Größe ausgezeichnet. Hingegen muß bei dieser Gelegenheit betont werden, daß gerade das Protonema vermöge seiner leichten Reaktionsfähigkeit auf äußere Einflüsse in der Form sehr variabel ist und zu Vergleichszwecken nur bedingt geeignet ist (Servettaz, Westerdjik, Gurlitt). Dagegen sind die Chloroplasten in diesen Protonemafäden der Kultur 355, wie in der Abbildung in Fig. 33 zu ersehen ist, von ansehnlicher Größe und verglichen mit denjenigen der haploiden Protonemazellen (Fig. 1) ist der Unterschied sehr bedeutend. Aber die Zahl der einzelnen Körner in einer Zelle dieses diploiden Protonemas ist sehr gering. In solchen Fällen wird der Ausfall an Assimilationsfläche durch intensivere Größenentwicklung des einzelnen Kornes kompensiert. Ich verzichtete aus diesen Gründen auf vergleichende Messungen. Deutlich monströse Anzeichen weisen die Gametophytenknospen des Protonemas aus dieser Kultur auf, soweit sie zu beobachten waren. Der Zellenkomplex, der noch keine Blattanlagen aufweist, ist verhältnismäßig sehr groß (Fig. 34a), und die Knospe, welche die ganz jungen Blattanlagen trägt, erreicht eine auffallende Größe, verglichen mit derjenigen eines normal-diploiden Protonemas (Fig. 2). Überraschend fremdgestaltig ist dann aber die Pflanze, die daraus sich entwickelt. Sie ist in Fig. 35 als Ganzes zur Veranschaulichung gebracht. Der ganze Sproß zeigt mit dem normalen Splachnum sphaericum nicht mehr viel Ähnlichkeit. Der Wuchs ist äußerst kräftig, das Stämmchen sowohl als die Auszweigungen sind derb, fleischig. Diese letzteren blattachselständig, aber schon sehr früh auftretend, oft in größerer Anzahl, so daß eine einzige Pflanze dann wie ein kleines Gebüsch aussieht. Die fast abenteuerlich zu nennenden Blattformen sind den schon besprochenen der Kultur 354 ziemlich ähnlich. Die Blattlamina ist stark verbreitert, aber auffallend unregelmäßig, mit oft stark zerschlitztem, oder unregelmäßig gezähntem Blattrand. Sehr deutlich tritt die Verdoppelungs-

tendenz auch in Fig. 36 in Erscheinung. Der Mittelnerv divergiert häufig nach zwei meist gut bemerkbaren Lappen der vorderen Blattflächenpartie. Nach einigen Wochen zeigten sich in diesem monströsen Rasen blühende Sprosse. Und zwar waren es weibliche Blütenstände, die jetzt in Erscheinung traten. Sie zeigten ebenfalls etwelche Störungen schon im äußeren Aussehen. Statt daß die Archegonien schön geordnet auf dem gemeinsamen „Blütenboden" saßen, von einem Perichätialblattbüschel eingehüllt, wie dies bei den normalen Pflanzen zu beobachten ist, traten sie jetzt aus dem Blattbüschel heraus und siedelten sich auch auf den seitlichen Partien der Stammspitze an. Diese letztere ist aufgelöst in 2—3 Höckerchen, die dicht mit Archegonien besetzt sind. Dies ist einigermaßen zu erkennen in Fig. 40a. Der Bau der Archegonien zeigt ähnliche Merkmale, wie die ganze Pflanze. Sie fallen auf durch ihre stark gedrungene, dafür verkürzte Form. Die Eizelle war an größeren, ausgereiften Exemplaren deutlich zu erkennen. Der Halskanal war ebenfalls wie an normalen Archegonien geöffnet. Die in diesen Blütenständen beobachteten Paraphysen sind in der Fig. 38 wiedergegeben. Sie zeigen mannigfache Störungen in ihrer Formentwicklung. Neben sehr kurzen aber dicken Paraphysenendzellen treten auch schlankere auf, die dann aber starke Krümmungen aufweisen, oder dann solche mit unregelmäßiger Breitenentwicklung. Daneben sind Gabelungen ziemlich häufig zu finden (Fig. 38). Wir haben es hier wohl mit der gleichen Verdoppelungstendenz zu tun, wie wir sie schon für die Blätter festgestellt haben. Ausgeführte Befruchtungen blieben ergebnislos.

War diese monströse Form bei vegetativen Vermehrungsversuchen formbeständig, würde sie zurückschlagen in normalere Verhältnisse oder am Ende gar nicht als regenerationsfähig sich erweisen? Das Experiment gab auf diese Fragen Antwort. Im Febr. 1920 wurden aus der Stammkultur durch Auslegen von Blättern und entlaubten Stengelfragmenten 17 Ablegerkulturen angelegt. Die Regenerationsfähigkeit erwies sich als etwas geschwächt. Nur in sieben Kulturgefäßen waren Ende März schwach sichtbare, kleine Protonemarasen zu erkennen. Die äußeren Bedingungen mögen mit eine Ursache gewesen sein. Daher wurden anfangs April noch 14 weitere solcher Kulturen angelegt. Im Mai zeigten sieben davon bei einer Durchsicht ein ziemlich kräftiges Protonema. Im Juli konnten dann endlich die Gametophytenrasen festgestellt werden. Sie zeigten kurz folgendes: Die Rasen in den einzelnen Kulturgefäßen ließen ähnliche Eigenschaften erkennen wie die Stammkultur, sehr lockeres Gefüge mit büschelweisem Auftreten der Sprosse. Auffallenderweise breiteten sich einige Räschen nicht über einen Durchmesser von

1—1½ cm aus und bildeten nur ein einziges kräftiges Büschel von Pflanzen. Die übrigen Kulturen zeigten etwas reichlichere Ent-

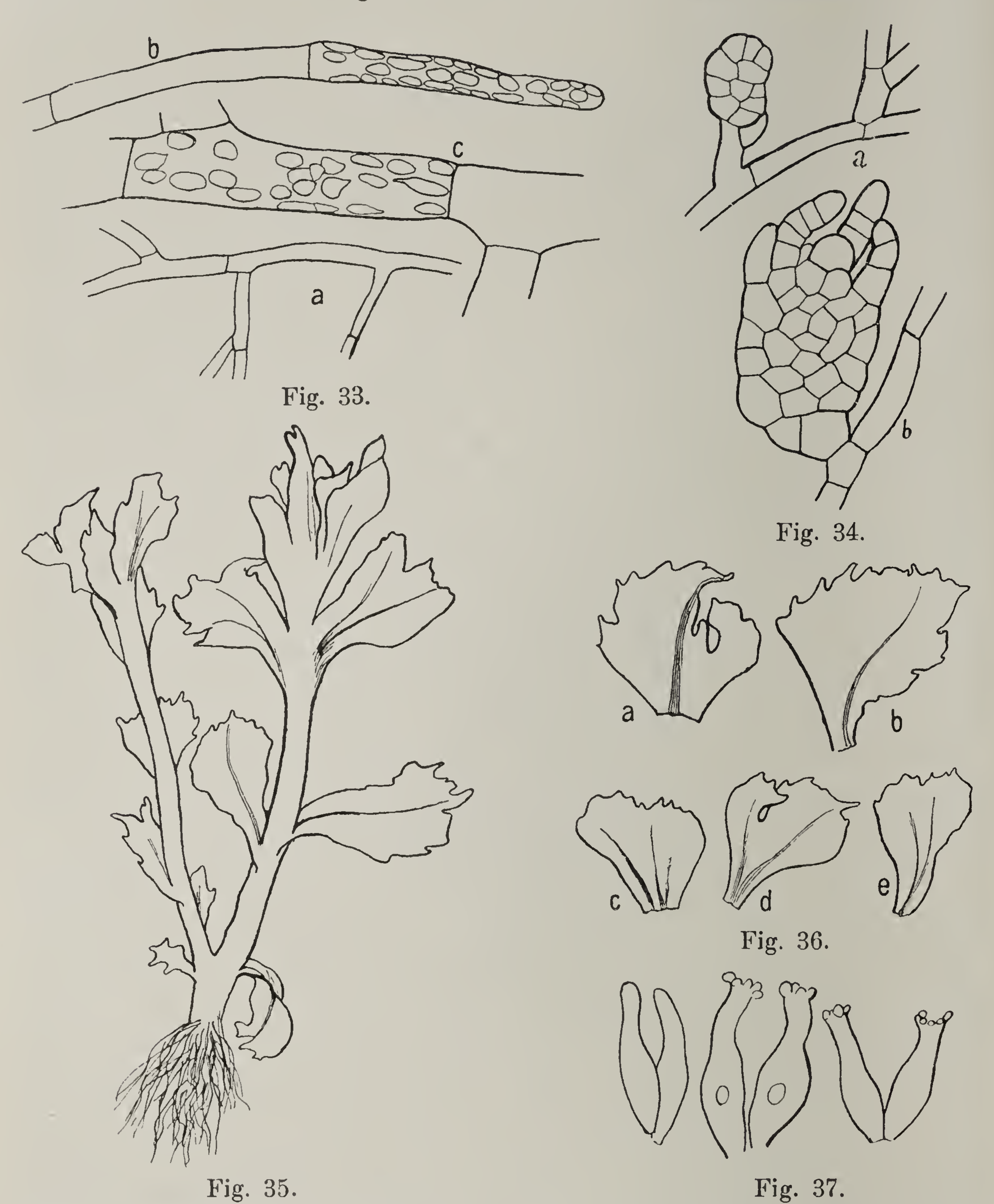


Fig. 33. Fig. 34. Fig. 35. Fig. 36. Fig. 37.

Fig. 33. Protonema mit Chloroplasten aus Kultur 355. Vergr. a $^{150}/_{1}$; b u. c $^{500}/_{1}$.
Fig. 34. Knospen an Protonema aus Kultur 355. Vergr. $^{150}/_{1}$.
Fig. 35. Monströser Sproß aus Kultur 355, Habitusbild. Vergr. $^{10}/_{1}$.
Fig. 36. Blätter eines monströsen Sprosses aus Kultur 355. Vergr. $^{10}/_{1}$.
Fig. 37. Archegonien aus einem monströsen Blütenstand der Kultur 355. Vergr. $^{55}/_{1}$.

wicklung. Jedoch die Geschlossenheit der Rasen normaler Kulturen war nirgends zu finden. Die einzelne Pflanze weicht in ihrem Habitus

etwas ab von demjenigen der Stammkultur, wenn auch nicht wesentlich (Fig. 39). Die Blattformen variieren ziemlich stark. Im ganzen aber nähern sie sich dem normalen Blatt einigermaßen, wenn auch die Lamina noch mannigfaltige Zerschlitzung und Einbuchtungen zeigt. Die Blütenstände zeigten nur Archegonien. In Fig. 40a ist eine solche weibliche Infloreszenz dargestellt, etwas von oben gesehen. Es ist kein einheitlicher Blütenstand mehr. Die Spitze des Stämmchens hat sich in drei Höckerchen aufgelöst und jedes davon ist mit einem dichten Büschel von Archegonien besetzt. Die Perichätialblätter nähern sich in ihrer Form stark den Stengelblättern. Sie weisen einen mannigfach gezähnten Blattrand auf. Auch die Sexualorgane, die Archegonien (Fig. 40b), zeigen mehr Ähnlichkeit mit denjenigen der normalen Kulturen. Sie sind schlanker, aber doch noch bedeutend dicker und an Länge zurückbleibend. Die Paraphysen (Fig. 40c) überraschen ebenfalls durch das Auftreten der beiden Formen, wie in Kultur 354, während die Stammkultur 355 nur die kurzen, aber stark gestörten Formen enthielt. Wir haben also auch hier ein leises Anklingen an die fleurs synoiques der Marchalschen Diplonten zu verzeichnen.

Eine dritte Form monströser Regenerate stammt aus der Kultur 404b. Im April 1920 gab mir das Vorkommen einer größeren Anzahl von Sporogonien im gleichen Naturrasen, von welchen die Juli- und Augustserien stammen, Gelegenheit, eine vierte Serie von Sporogonregenerationskulturen anzulegen. Während ich bisher die Apophysenhälften, wenn sie kleinen Sporogonien entstammten, in das gleiche Kulturgefäß gab, ist diesmal in jedes Erlenmeyerkölbchen nur je eine Längshälfte gelegt worden. Die Kulturen erhielten somit die Bezeichnungen 401a, 401b, 402a usw. Von 30 Kulturen dieser Versuchsreihe zeigten Regenerate die Nummern 401a, 401b (ging in der Folge wegen Verunreinigung ein), 402a, 404b und 406a. In der Erwartung, daß sich eventuell wieder eine anormale Entwicklung einstellen könnte, wurden diese Kulturgefäße häufig kontrolliert. Die bisher besprochenen monströsen Formen hatten mich unerwarteterweise überrascht. In den vier Kulturen, mit Ausnahme von 404b, zeigten sich Ende Mai normal aussehende Protonemarasen, die rasch zur Bildung von Gametophyten übergingen. Auch in Kultur 404b tauchte eine Woche später ein kleines Protonemaräschen auf, das sich langsam etwas vergrößerte. Auffallend war das tiefere Grün, wodurch es sich den anderen gegenüber auszeichnete. Noch am 24. Juni, als aus den übrigen Regeneraten sich schon ansehnliche Gametophytenrasen gebildet hatten, war in Nr. 404b nur Protonema zu sehen. Einen Sonderling vermutend, entnahm ich

der Kultur ein kleines Flöckchen. Die Fig. 41 gibt ein Bild von der ungewöhnlich gedrungenen, stark verbreiterten Form der Scheitelzelle eines Protonemafadens. Verglichen mit den haploiden und den normal-diploiden Spitzenzellen (Fig. 1, 22 und 33) sind sie gewiß als Riesen-

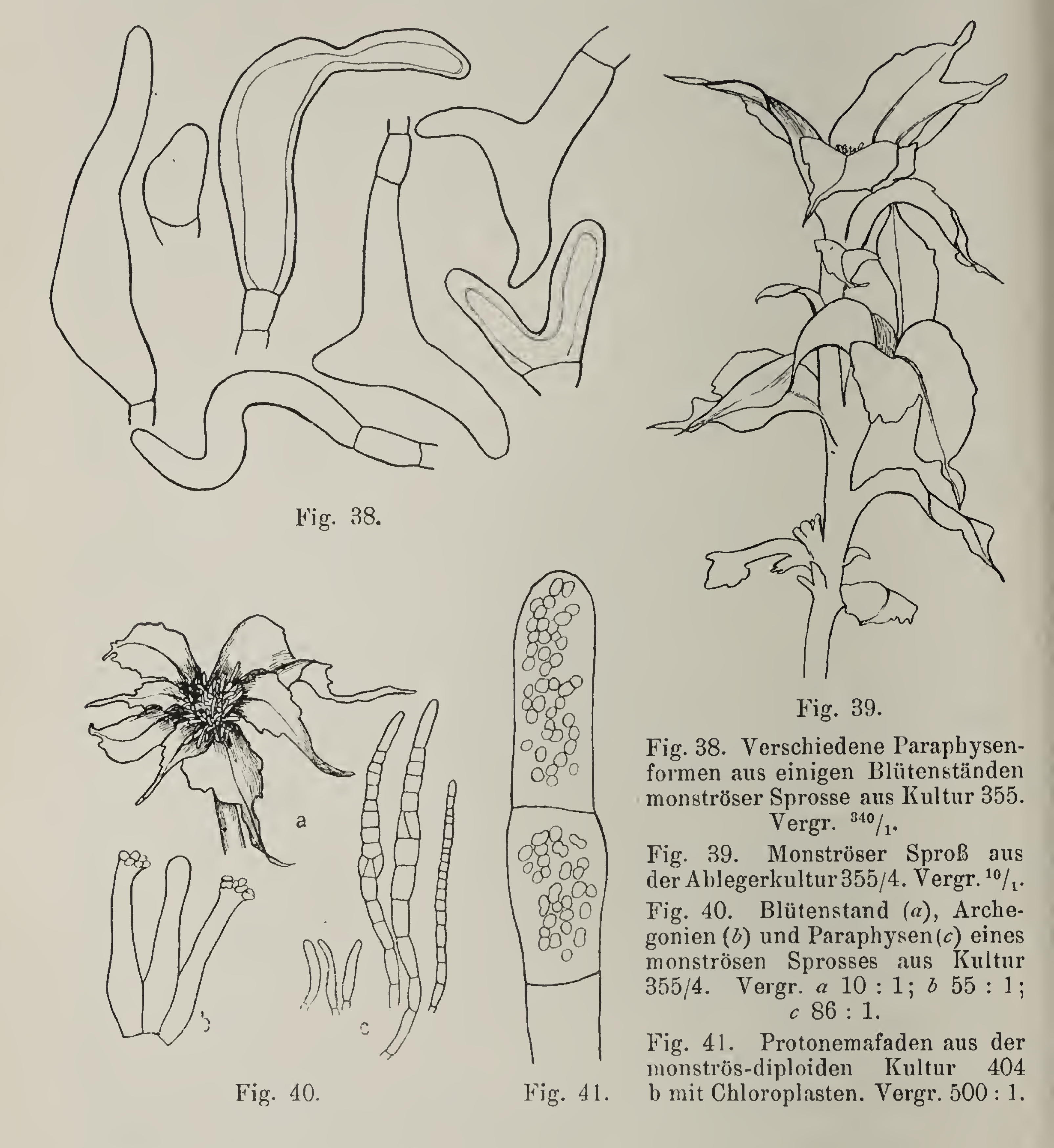


Fig. 38. Verschiedene Paraphysenformen aus einigen Blütenständen monströser Sprosse aus Kultur 355. Vergr. $^{340}/_{1}$.

Fig. 39. Monströser Sproß aus der Ablegerkultur 355/4. Vergr. $^{10}/_{1}$.

Fig. 40. Blütenstand (*a*), Archegonien (*b*) und Paraphysen (*c*) eines monströsen Sprosses aus Kultur 355/4. Vergr. *a* 10 : 1; *b* 55 : 1; *c* 86 : 1.

Fig. 41. Protonemafaden aus der monströs-diploiden Kultur 404 b mit Chloroplasten. Vergr. 500 : 1.

zellen zu bezeichnen. Merkwürdigerweise erreichen die Chloroplasten knapp die Größe derjenigen des haploiden Protonemas in Fig. 1. Ob nur äußere Faktoren oder auch innere mitbestimmend sind für diese auffallenden Größenschwankungen des Chlorophyllkornes, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls sind sie als Indizium für heteroploide Vergleichs-

objekte nur mit größter Vorsicht zu verwenden. Ich habe für diese vorliegenden Untersuchungen darauf verzichtet.

Ende Juli hatte endlich auch dieser Protonemarasen sich ansehnlich vergrößert, und war zur reichlichen Bildung von Gametophyten geschritten. Schon das unbewaffnete Auge vermochte zu erkennen, daß hier keine normalen Pflänzchen zur Entwicklung gelangten. Bei stärkerer Vergrößerung der einzelnen Individuen war dann wirklich eine monströse Form festzustellen, die gegenüber den bisherigen wieder eine besondere Ausbildung zeigte. Fig. 42 gibt das ungefähre Habitusbild eines solchen Gametophyten wieder. Das Stämmchen ist relativ kurz, aber sehr gedrungen gebaut, jedoch schon im noch jungen Stadium verzweigt, während z. B. in Kultur 354 erst nach ca. 1 Jahr echte Innovationen sich bildeten. Die Beblätterung des Stämmchens ist ziemlich spärlich, ganz ähnlich den männlichen Gametophyten natürlicher Standorte. Die Blattformen des Habitusbildes sind in ihrer Formgestaltung abweichend von den normal-, sowie auch von den bisher beobachteten monströs-diploiden Sprossen. Die unregelmäßige auffallende Zackung des Blattrandes fehlt hier fast ganz, die Lamina ist weniger stark entwickelt. Dagegen sind die einzelnen Formen als Ganzes sehr schwankend. Größere und kleinere Lappen zeigen sich an einzelnen Blättern. Tiefere Einbuchtungen in der Spitzenzone des Blattes deuten wieder auf die bekannte Verdoppelungstendenz. Dieses Spaltungsbestreben der Blätter tritt noch deutlicher in Erscheinung in einer Anzahl von Blättern, die zwei anderen Sprossen entnommen sind (Fig. 43). Jegliche Mittelrippe fehlt.

Und nun die Blütenstände, die ja in der Fig. 42 deutlich genug zu erkennen sind! Sie sind auffallend schon durch die Anordnung der Geschlechtsorgane: Ohne von einem deutlichen Büschel von Perichätialblättern umschlossen zu sein, gruppieren sie sich regellos, nach allen Seiten herausragend, zum Teil nach abwärts gebogen ausweichend, um die Spitze des Stämmchens herum. Am meisten überraschten die Einzelformen dieser Gebilde. Sie waren deutlich als Antheridien zu erkennen. Sie zeigten ziemlich einheitlich die typische Gestalt, wie sie normalerweise für Splachnum sphaericum festgestellt ist. Die Fig. 44 zeigt einen etwas vergrößerten entblätterten Antheridienstand, der diese Verhältnisse illustriert. Ein Anklingen an die fleurs synoiques, indem Zwischenformen zwischen Antheridien und Archegonien oder beide nebeneinander auftreten würden, war nicht festzustellen. Daneben waren in fast allen Infloreszenzen, die ich untersuchte, auch Formen zu finden, wie sie in Fig. 45 zur Darstellung gelangten: Antheridien von etwas abenteuerlicher Gestalt, bald vorn keulenförmig angeschwollen, bald mit

mehr oder weniger scharf ausgeprägten Gabelungen. Es ist wieder die Verdoppelungstendenz, wie wir sie schon für Blätter und Paraphysen festgestellt haben. Und es sind nicht etwa Paraphysen, wie sie in Kultur Nr. 355 zu finden sind (s. Fig. 33), sondern wir haben vielzellige Gebilde vor uns, wie Fig. 46 veranschaulicht, mit sehr großzelligem Wandgewebe. Sie sind aber ziemlich stark durchscheinend. Ein typischer Gallertkörper beim Zerdrücken solcher Antheridien trat

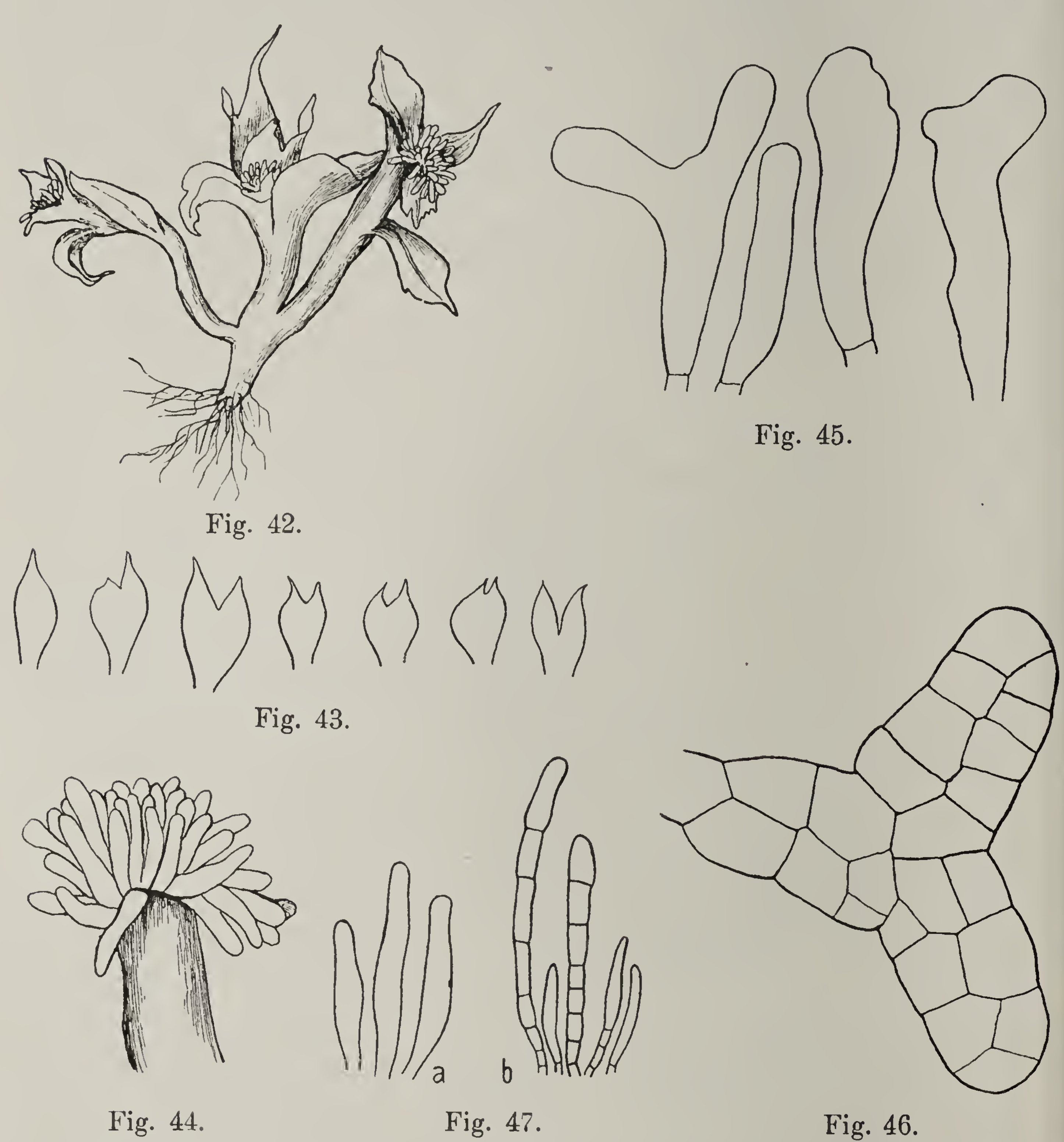


Fig. 42. Fig. 43. Fig. 44. Fig. 45. Fig. 46. Fig. 47.

Fig. 42. Männlicher monströser Sproß aus Kultur 404 b. Vergr. 10 : 1.
Fig. 43. Blättchen von monströsen Sprossen aus Kultur 404 b. Vergr. 10 : 1.
Fig. 44. Monströser männlicher Blütenstand aus Kultur 404 b. Vergr. 70 : 1.
Fig. 45. Antheridien aus monströsen Blütenständen der Kultur 404 b. Vergr. 150 : 1.
Fig. 46. Einzelnes gegabeltes Antheridium aus Kultur 404 b. Vergr. 520 : 1.
Fig. 47. Antheridien (*a*) und Paraphysen (*b*) aus einem monströsen Blütenstand der Kultur 404 b. Vergr. *a* 55 : 1; b 86 : 1.

nicht aus, was wohl darauf schließen läßt, daß sie steril sind. Eine nochmalige Prüfung von Stichproben aus dem gleichen Rasen im Oktober ließ merkwürdigerweise diese auffallenden Formen von Antheridien der Fig. 45 nicht mehr finden. Sie zeigten eine deutliche Annäherung an normalere Verhältnisse: Die Antheridien in typischer Spindelform (Fig. 47a), vorn etwas köpfig verdickt. Dann darf nicht vergessen werden, daß nie ein Antheridium gefunden wurde, das sich beim Eintauchen ins Wasser von selbst geöffnet hätte. Erst beim Zerdrücken unter dem Deckglas trat ein ziemlich zähflüssiger Gallertkörper aus. Aber nie sind Spermatozoiden weder in Bewegung noch in Ruhe beobachtet worden.

Die Paraphysen sind nicht sehr zahlreich und ragen kaum über die Antheridienkörper hinaus. Sie sind aber in beiden Modifikationen vorhanden (s. Fig. 47b). Die kurzen sind von denjenigen der haploiden Infloreszenzen nicht zu unterscheiden. Die langen Paraphysen dagegen sind etwas gedrungen gebaut, kürzer als in den übrigen monströsen Rasen. Die Endzelle zeigt die größte Entwicklung, wodurch eine typische Keulenform entsteht. Das Verhalten bei vegetativer Vermehrung in Ablegerkulturen konnte noch nicht geprüft werden.

Fassen wir die Ergebnisse unserer Untersuchung der apospor entstandenen Gametophyten zusammen, so haben wir vorläufig folgendes festzustellen: Die Regenerate des Sporophyten von Splachnum sphaericum zeigen eine auffallende Mannigfaltigkeit. Die große Mehrzahl der Regenerationskulturen weisen normal gebaute, von den haploiden nur durch eingehende variationsstatistische Vergleichungen zu unterscheidende Gametophyten auf. Von diesen normalen Diplonten abweichende Regenerationsbildungen traten in drei unter sich wieder verschiedenen Formen auf:

a) Eine weibliche, mit befruchtungsfähigen, außerordentlich zahlreich in den Blütenständen stehenden Archegonien. Sie bleibt bei vegetativer Vermehrung konstant;
b) eine weibliche, mit wohl sterilen Archegonien (bis jetzt) und stark monströsem Habitus. Sie ist bei vegetativer Vermehrung konstant;
c) eine männliche, ebenfalls stark monströse Form, deren Antheridien wahrscheinlich steril sind. Ihr weiteres Verhalten konnte noch nicht geprüft werden.

Zwitterige Blütenstände (fleurs synoiques) oder monoecische Gametophyten sind nicht gefunden worden. Ein Anklingen der antagonistischen Geschlechtstendenz könnte höchstens in dem Auftreten der

keulenförmigen Paraphysen in den monströsen weiblichen Infloreszenzen erblickt werden, weil diese in den haploiden und den normal diploiden Formen nur den männlichen Blütenständen zukommen. Diese drei monströs-diploiden Formen erinnern an einen ähnlichen Diplonten, den El. und Em. Marchal anläßlich ihrer Sporophyten-Regenerationsexperimente feststellen konnten. Als sie Sporogonien von Phascum cuspidatum regenerieren ließen, zeigte sich ein Regenerat, das ebenfalls stark gestörten Habitus aufwies, jedoch keine deutlich erkennbaren Sexualorgane erzeugte, sondern eine Art Brutknospen lieferte, die bei Aussaat wieder ganz ähnliche, abnorme Pflänzchen lieferten. Diese auffallende Form von Diploidie erhielt die Bezeichnung Phascum cuspidatum propagulifère. Der Unterschied liegt gegenüber Splachnum sphaericum neben den erwähnten Eigenschaften darin, daß mein Versuchsmoos die Normaldiplonten als Regel zur Ausbildung gelangen ließ, Sporogonien derselben Spezies dagegen als Ausnahme auch die eben beschriebenen monströsen Formen erzeugte. In den Marchalschen Untersuchungen traten bei Regeneration von Sporogonien einer Art nur eine diploide Form auf: In der Regel Normaldiplonten, eine Ausnahme bildete Phascum cuspidatum (Marchal 1911).

V. Die Geschlechtsdifferenzierung an haploiden und diploiden Gametophyten.

Zu unerwarteten Ergebnissen führte meine Untersuchung hinsichtlich der Geschlechterverteilung. Vor der zusammenfassenden Darlegung der Geschlechtsverhältnisse der verschiedenen Regenerate sei kurz an die Befunde von El. und Em. Marchal an ihren diploiden Kulturen erinnert.

1. Die aposporen diploiden Regenerationsrasen der dioecischen Laubmoose, die sie für ihre experimentellen Untersuchungen verwendet haben, waren gemischtgeschlechtlich, und zwar folgendermaßen: Gametophyten mit ausschließlich männlichen Blütenständen bildeten die große Mehrzahl. Ziemlich viele Gametophyten trugen die fleurs synoiques, zeigten also Monoecie im engeren Sinne. Sehr wenige Pflänzchen waren rein weiblich (Marchal 1907). Die diploiden Pflanzen zeigten in ihrem histologischen Aufbau gegenüber den Haplonten die zu erwartende ungefähre Verdoppelung der Volumenentwicklung. Sie erwiesen sich vollständig steril, d. h. in diesen gemischtgeschlechtlichen Rasen traten keine Sporogonien auf, trotzdem, wie gesagt, beiderlei Geschlechtsorgane vorhanden waren.

2. Die Sporophyten-Regenerate der von El. und Em. Marchal untersuchten monoecischen Laubmoose wiesen in ihrer sexuellen Differenzierung ähnliche Verhältnisse auf, wie die entsprechenden haploiden Pflanzen. Der einzelne Gametophyt zeigte neben männlichen Infloreszenzen auch weibliche und nur ganz vereinzelt waren synoecische Blütenstände anzutreffen. Diese Rasen erwiesen sich in der Folge fertil. Es traten tetraploide Sporogonien auf, die wieder zur Bildung von tetraploiden Gametophyten Verwendung finden konnten.

Wenn wir die sexuelle Differenzierung der verschiedenen Kulturen von Splachnum sphaericum darlegen wollen, so ist zunächst an das diesbezügliche Verhalten der haploiden Sprosse der Natur- und der durch Regeneration aus Teilen haploider männlicher und weiblicher Gametophyten erhaltenen Kulturrasen zu erinnern. Wie schon ausgeführt worden ist, sind hier wie dort stets nur unisexuelle Gametophyten beobachtet worden. Damit wäre aber erst die Dioecie im Sinne Lindbergs (1886) und der Bryologen überhaupt festgestellt. Es wäre jedoch möglich, daß die Gametophyten mit den verschiedenen Geschlechtsorganen demselben Protonema entsprungen sein könnten, das aus einer einzigen Spore seinen Ursprung genommen hätte. Dann müßte also diese Spore schon beide Geschlechtstendenzen in sich vereinigen. Die sexuelle Differenzierung könnte dann bei der Anlage der Gametophytenknospen, oder auch erst später im Verlauf der Sproßentwicklung eintreten. Die Entscheidung dieser Frage kann nur durch Einsporenkulturen erzielt werden. Ich bin bei Ausführung derselben in ähnlicher Weise vorgegangen wie El. und Em. Marchal. Sporen aus einem reifen Sporogonium, das einem Naturrasen entstammte, wurden in Petrischalen ausgesät. Diese waren mit einer dünnen Schicht Rindsdüngererde beschickt, der mit einem Streifen Filtrierpapier überlagert wurde. Schale mit Inhalt wurden im Autoklaven sterilisiert und hernach im Impfschrank die in sterilem Wasser verteilten Sporen über das Filtrierpapier gleichmäßig ausgegossen. Sobald sich auf dem weißlichen Untergrund ein grünlicher Schimmer zeigte, wurden mit der in Alkohol sterilisierten Pipette Sporenkeimlinge herausgehoben und auf dem Objektträger unter dem Mikroskop geprüft. In diesem Zeitpunkt waren die Keimlinge gewöhnlich über das zweizellige Stadium noch nicht hinausgekommen. Mit einem Einhaarpinsel wurde dann ein solcher Keimling herausgehoben und auf ein Deckglas, das durch die Flamme gezogen und mit einem Tropfen steriler Nährflüssigkeit versehen war, gelegt. Nach einer nochmaligen Prüfung im Mikroskop wurde der so isolierte Keimling in die Feuchtkammer gebracht. Diese

selbst wurde in einer Petrischale auf zwei Glasringe gelegt, die Schale mit etwas Wasser versehen und am Fenster in diffusem Licht aufgestellt. Auf diese Weise war es mir möglich, die Keimlingskulturen von Zeit zu Zeit mit schwacher Vergrößerung beobachten zu können, ohne daß die feuchte Kammer aufgedeckt werden mußte. Das Austrocknen war ebenfalls stark verzögert durch den Einschluß in die Petrischale. Wenn das Protonema eine gewisse Stärke erreicht hatte, so nach ca. 3 Wochen, wurde das ganze Flöckchen mit der sterilisierten Platinnadel in zubereitete Erlenmeyer gebracht. Dieser etwas langwierige Prozeß war nötig, denn bei der Kleinheit der Keimlinge war die direkte Übertragung auf den Nährboden äußerst schwierig und unsicher. Die Gefahr der Infektion war allerdings ziemlich groß und ein ansehnlicher Prozentsatz der angesetzten Feuchtkammerkulturen zeigte statt Protonema eine üppige Algenkultur. Die Verunreinigung hat ihre Hauptquelle wohl in der Art der Sporenaussaat, indem schon geöffnete Kapseln nicht mehr sterilisiert werden können. Immerhin wurde es mir auf die angegebene Weise möglich, 15 monospore Protonemarasen in Erlenmeyer übertragen zu können. Die später sich entwickelnden Gametophyten zeigten vollständig eindeutige Ergebnisse: Alle Kulturen waren entweder rein weiblich, oder rein männlich. Irgend ein Abweichen von dieser Regel ist nicht beobachtet worden. Damit ist für Splachnum sphaericum die Unisexualität der Spore nachgewiesen. Und damit ist dann auch gegeben, daß das Protonema einer Spore und seine Abkömmlinge, die Gametophyten, das nämliche Geschlecht aufweisen. El. und Em. Marchal (1909) faßten die von ihnen untersuchten Moose mit dem eben geschilderten Geschlechtscharakter als Mousses heterothalliques zusammen. Diesen gegenüber stehen dann alle anderen Laubmoose als Mousses homothalliques. Damit akzeptierten die beiden Forscher die Nomenklatur, wie sie von Blakeslee (1906) vorgeschlagen worden war. Splachnum sphaericum gehört folglich zu den heterothallischen Laubmoosen.

Für diese im engeren Sinne dioecischen Laubmoose kann die Auffassung von C. Correns (1920) kaum Gültigkeit haben, „daß Antheridium und Archegonium die gleichen Potenzen besitzen, ob es sich um gemischtgeschlechtliche oder getrenntgeschlechtliche (homothallische oder heterothallische) Arten handelt.“ Als Potenzen faßt Correns mit Driesch und Klebs alle Fähigkeiten zusammen, die der Organismus unter verschiedenen möglichen äußeren Bedingungen zeigen kann. Der Begriff der Heterothallie, wie er im Marchalschen Sinne gegeben wurde, scheint mir auszuschließen, daß im eingeschlechtigen, heterothallischen

Organismus das antagonistische Geschlecht potentiell vorhanden sein kann. Die bis jetzt festgestellten Tatsachen zeigen mit völliger Eindeutigkeit, daß es auch bei Splachnum sphaericum nicht in Erscheinung tritt.

Wie verhalten sich nun die apospor aus Sporogonien erhaltenen Regenerate dieser Spezies? Wir prüfen zunächst das Verhalten der durch Regeneration direkt erhaltenen Stammkulturen in der Reihenfolge ihrer Entstehung:

1. Die Mai-Serie 1919 mit den Nrn. 345, 347, 349, 350 ergab bei mikroskopischer Durchsicht der Stichproben folgendes: Alle vier Rasen waren gemischtgeschlechtlich. Das heißt die Sprosse mit nur ♀ Blütenständen, wie sie in einem früheren Abschnitt beschrieben wurden, waren vermischt mit solchen, die nur Antheridienstände trugen. Die Verteilung der verschiedengeschlechtlichen Gametophyten im Rasen war bald ganz regellos, bald waren die gleichgeschlechtlichen in mehr oder weniger geschlossenen Gruppen im Rasen angeordnet. Sehr zerstreut und nur in Einzelexemplaren traten die männlichen Gametophyten auf in Kultur Nr. 349. Die einzelnen Blütenstände wurden jeweils sorgfältig untersucht in der Erwartung, jene fleurs synoiques, wie sie in den Marchalschen Kulturen auftraten, anzutreffen. Aber keine Spur eines bisexuellen Sprosses war zu finden.

2. In den drei erfolgreichen Regenerationen der Juli-Serie, Nrn. 352, 354, 355, lagen die Verhältnisse etwas anders. In der Kultur 352 war ein gemischtgeschlechtiger Rasen enthalten, jedoch mit einer nur geringen Anzahl von weiblichen Pflanzen. Auch hier keine Anzeichen von synoecischen Infloreszenzen. Die Kulturen 354 und 355 sind bereits als rein weiblich beschrieben worden. Neu ist in beiden bloß das Auftauchen der langen Paraphysen. Bei dem ausschließlichen Fernbleiben dieser keuligen Paraphysen in den Archegonienständen haploider und normal diploider Regenerate kann man sie als ein gut charakterisierendes Merkmal für die männliche Geschlechtstendenz auffassen. Wir hätten dann hier einen Beweis für das latente Vorhandensein der Anlage für das männliche Geschlecht in diesen sonst ausschließlich weiblichen Rasen. Die gleiche Feststellung gilt auch für die Kultur Nr. 355, wiewohl hier die langen Paraphysen erst später in den Ablegerkulturen auftraten.

3. Von den vier Rasen der Augustserie (Nrn. 379, 381, 382, 383) war die erste Kultur gemischtgeschlechtlich mit ziemlich regelmäßiger Verteilung der männlichen und weiblichen Sprosse. Die Rasen der Nrn. 382 und 381 waren dagegen fast ausschließlich männlich. Weibliche Gametophyten traten in denselben nur ganz selten und jeder für

sich isoliert auf. Diese Erscheinung ist nicht ohne Bedeutung, wir werden noch darauf zurückkommen. Nr. 383 ist als rein männlich festgestellt worden. Leider ist dieser Rasen in der Folge durch Verwendung für Befruchtungsversuche fast ganz aufgebraucht worden.

4. Die Regenerationsserie vom April 1920 zeigt ein ähnliches Verhalten. Die Nrn. 401a und 402b sind anfänglich, als erst ungefähr die Hälfte der Substratfläche vom Gametophytenrasen bedeckt war, rein weiblich gewesen. Erst gegen Anfang Oktober traten, und zwar nur an der Peripherie der Rasen, auch kräftige männliche Sprosse auf in ziemlich geschlossenen Gruppen. Nr. 406b ist bis jetzt, November 1920, nur von weiblichen Gametophyten besetzt. Die Kultur 404b kennen wir schon als monströs-diploid, und rein männlich. Interessant war es nun, das Verhalten der Ablegerkulturen der einzelnen Regenerate zu verfolgen. Diejenigen der monströsen diploiden Regenerate haben wir in ihrem Verhalten schon kurz beschrieben. Sie sind in ihrer Form und ihren geschlechtlichen Eigenschaften konstant. Analoges Verhalten zeigte auch das Marchalsche Phascum cuspidatum propagulifère. Einzig der Rasen in 404b ist in dieser Hinsicht noch nicht untersucht worden, da die Anlage der Ablegerkulturen erst im Herbst 1920 hätte erfolgen können, in einem Zeitpunkte, der für harmonische Entwicklung nicht mehr geeignet ist. Welche Beobachtungen sind aber zu machen, wenn normal-diploide Gametophyten vegetativ weitergepflanzt werden? Um diese Frage zu beantworten, wurden aus der Stammkultur 349 der Mai-Serie 1919 im August 50 Ablegerkulturen angelegt (Nr. 349/1 bis 50). Die Kulturen 349/1 bis /28 waren mit Stengelfragmenten oder Blättern von weiblichen Pflanzen versehen worden, während in die Kulturen 349/29 bis /50 nur Stengelstücke von Gametophyten männlichen Geschlechts zur Regeneration gelegt worden waren. Am 24. September konnte in allen Kulturen mit Ausnahme von 349/3 ein kräftiger Protonemarasen mit beginnender Gametophytenbildung beobachtet werden. Das Ergebnis der Untersuchung dieser großen Serie ist in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Die Kulturen überwinterten bei geringer Kälte im Freien. Anläßlich eines Sturmregens wurden an den in der Liste nicht mehr aufgeführten Nummern der Serie die Etiketten weggewaschen. Dadurch wurden diese Kulturen für die Beantwortung der gestellten Frage wertlos und wurden nicht mehr weiter geführt.

Tabellarische Übersicht über die Geschlechtsverhältnisse der Ablegerkulturen 349/1 bis 50.

Geschlecht der Stammpflanze ♂	Geschlecht der Stammpflanze ♀	Nr. der Ableger-kultur	Regenerationsobjekt	Geschlecht der Ablegerkultur: männlich	weiblich	gemischt geschlechtlich
	+	349/1	1 Stengelfragment ohne Blätter			+
	+	2	1 „ „ „			+
	+	4	1 „ „ „		+	
	+	5	1 „ „ „			+
	+	6	1 „ „ „		+	
	+	7	1 „ „ „		+	
	+	8	1 „ „ „		+	
	+	9	2 Stengelfragmente ohne Blätter		+	
	+	12	2 „ „ „		+	
	+	13	2 „ „ „		+	
	+	15	1 „ „ „		+	
	+	19	2 „ „ „		+	
	+	20	2 „ „ „			+
	+	21	2 „ „ „		+	
	+	26	2 Blättchen		+	
	+	27	2 „		+	
	+	28	2 „			+
+		32	2 Stengelfragmente ohne Blätter			+
+		34	2 „ „ „			+
+		35	2 „ „ „		+	
+		36	2 „ „ „			+
+		38	2 „ „ „			+
+		39	2 „ „ „	+		
+		40	2 „ „ „		+	
+		42	2 „ „ „	+		
+		43	2 „ „ „	+		
+		44	2 „ „ „			+
+		45	2 „ „ „			+
+		47	2 „ „ „		+	
		50	2 „ „ „			+

Die Feststellung der in vorstehender Tabelle aufgeführten Geschlechtsverhältnisse ist im Mai und Juni 1920 gemacht worden. Während zu den rein eingeschlechtlichen Rasen vorläufig nichts weiter zu bemerken ist, müssen wir die gemischtgeschlechtlichen etwas genauer in bezug auf die Verteilung der männlichen und weiblichen Gametophyten ins Auge fassen.

349/1. An einer kleinen Stelle der Rasenperipherie sind ca. 20 männliche Sprosse in zerstreuter Gruppe zu beobachten.

349/2 ist fast nur weiblich, vereinzelt tauchen einige männliche Blütenstände auf. Eine periphere Rasenpartie zeigt die männlichen Individuen etwas zahlreicher als mehr oder weniger geschlossene Gruppe.

349/5. Dieser Rasen zeigt im Zentrum und an einer peripheren Stelle ziemlich geschlossene Bestände von männlichen Sprossen.

349/20. Hier sind die männlichen Pflanzen sehr zerstreut, meist als Einzelindividuen. Eine geschlossene Gruppe von ca. 50 männlichen Sprossen zeigte sich an der Peripherie des Rasens.

349/28. Der Rasen ist zur Hälfte geschlossen weiblich, die andere Hälfte geschlossen männlich. Hier ist möglicherweise anzunehmen, daß beide eingelegten Blättchen, derselben Pflanze entnommen, regenerierten und das eine einen männlichen, das andere einen weiblichen Rasen erzeugte.

349/32 zeigte folgende Verteilung der Geschlechter: Eine kleinere Gruppe von männlichen Sprossen an der seitlichen Peripherie des Rasens, das Mittelfeld eingenommen von weiblichen Sprossen, auf der gegenüberliegenden Seite wieder eine Gruppe von männlichen Individuen.

349/34 ist zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich. Die beiden Rasenteile sind jedoch getrennt. Der letztere Teil enthält zerstreut mehrere männliche Sprosse.

349/38. Dieser Rasen ist zur Hauptsache männlich, ca. $\frac{1}{4}$ davon ist weiblich in geschlossener Gruppe.

349/36 ist zum größten Teil männlich. Nur ganz vereinzelt tauchen einige weibliche Blütenstände auf.

349/45. Ca. $\frac{2}{3}$ dieses Rasens sind in geschlossener Gruppe weiblich, $\frac{1}{3}$ als ebenfalls geschlossene Gruppe männlich.

349/50 setzt sich zusammen aus einer geschlossenen Hälfte weiblicher und einer ebensolchen Gruppe männlicher Sprosse.

Die Rasen namentlich der weiblichen Kulturen sind meist sehr dicht. Es ist wohl möglich, daß auch hier vereinzelt männliche Sprosse vorhanden waren, die aber der Beobachtung entgingen. Diese Rasen konnten natürlich nicht durch Herausnahme der Pflanzen zerstört werden, da sie für anderweitige Versuche nötig waren. Stichproben mußten jeweils genügen.

Diese anscheinend regellose Mannigfaltigkeit der geschlechtlichen Differenzierung und Anordnung in den Rasen sowohl der Stamm- als auch der Ablegerkulturen ist von großem Interesse und verlangt eine eingehendere Erörterung.

Vorerst stoßen wir auf die folgenden zwei ausgeprägten Gegensätze: Es muß ein fundamentaler Unterschied bestehen zwischen der Geschlechtsdifferenzierung, die anläßlich der Reduktionsteilung im Verlauf der Sporogenese durchgeführt wird und der Geschlechtertrennung,

welche im Entwicklungsgang der diploiden aposporen Pflanzen erfolgt. Die numerische und qualitative Reduktion bei Bildung der Sporentetraden liefert, wie die Einsporenkulturen gezeigt haben, unisexuelle Sporen. Hier liegen die Verhältnisse klar vor uns. Wir können von einer genotypischen Geschlechtstrennung reden. Ihre Ursachen müssen wir vor allem in der Reduktionsteilung suchen, wenigstens nach den bisherigen Anschauungen über die Vorgänge in der heterotypischen Teilung. Darauf haben schon El. und Em. Marchal (1907) hingewiesen.

Nehmen wir an, daß ein Gen für die weibliche und ein solches für die männliche Geschlechtstendenz in besonderen Chromosomen lokalisiert sind, so würden sich diese sogenannten Geschlechtschromosomen in der heterotypischen Teilung als Ganzes trennen. Nach der homöotypischen Teilung würden dann je zwei Sporen einer Tetrade die männliche, die zwei anderen die weibliche Geschlechtsdeterminante mit sich führen, wie es von Allen (1919) in seinen Untersuchungen an Sphaerocarpus Donnellii gezeigt worden ist. Durch die Vereinigung der Gameten, die als Produkte der unisexuellen Gametophyten auch unisexuell sind, im Befruchtungsprozeß entsteht die diploide Zygote, die nun wieder beide Geschlechtstendenzen in sich vereinigt. Aus der Zygote entsteht der Embryo und schließlich der Sporophyt. Von diesem müssen wir logischerweise annehmen, daß seine sämtlichen Zellen ebenfalls die Anlagen für beide Geschlechter mit sich führen, bis wieder zum Moment der Reduktionsteilung.

Wenn solches Sporogongewebe, in unserem Falle die Seta oder die Apophyse, zur Regeneration gebracht, die Reduktionsteilung also umgangen wird und apospor diploide Gametophyten entstehen, so müssen folglich diese aposporen Regenerationsprodukte ebenfalls die Anlagen sowohl für die männliche als auch für die weibliche Ausprägung der Sprosse enthalten. Die grundlegenden Experimente von El. und Em. Marchal, sowie die geschilderten Untersuchungen an Splachnum sphaericum haben diese logische Folgerung als Tatsache bestätigt. Gleichzeitig ist gezeigt worden, daß damit die Heterothallie für die apospor gebildeten diploiden Laubmoose nicht mehr existiert, sondern die so gebildeten Organismen homothallisch sind.

Bis hierher zeigt Splachnum sphaericum keine wesentlichen Unterschiede gegenüber den bivalenten Formen der Marchalschen Versuchsmoose. Bei diesen letzteren haben wir die männlichen Gametophyten in allerdings weitaus stärkerer Überzahl als die weiblichen. Die Ablegerkulturen aus phänotypisch unisexuellen Pflanzen ließen ebenfalls

wieder beide Geschlechter in Erscheinung treten (Marchal 1907). Daß meine Versuchspflanze keine synöcischen Blütenstände aufweist, ist gegenüber den Befunden von El. und Em. Marchal kein wesentlicher Unterschied. Ihre Diplonten zeigten diese hermaphroditen Stadien nur in geringer Zahl und zwar in Sporogonregeneraten diöcischer Laubmoose etwas häufiger, als in solchen monöcischer.

Die synöcischen Blütenstände kann man sich dadurch entstanden denken, daß die sexuelle Differenzierung, die sonst schon früher, z. B. eben schon im Protonema zur Bildung von männlichen und weiblichen Gametophyten führt, hier erst eintritt bei Anlage der Geschlechtsorgane selbst. Es ist also einfach eine Verschiebung dieser phänotypischen Geschlechtertrennung festzustellen. Da drängt sich sofort die Frage auf: Wie verhalten sich bei einer solchen die formativen Anlagen, wenn sie für die männliche und weibliche Pflanze (haploid und diploid!) normaler Verhältnisse verschieden sind? (S .z. B. Fig. 4, 5, 20 und 21.) Ob der sexuelle Dimorphismus mit dem Vorhandensein von morphologisch differenten Geschlechtschromosomen parallel geht, kausal zusammenhängt, wie Allen (1919) annimmt? Darüber geben vielleicht die zytologischen Untersuchungen einmal Aufschluß. Nur ist diese Aufgabe für Splachnum sphaericum etwas schwierig, weil die Chromosomen, acht im haploiden Kern, sehr klein sind, soweit bis jetzt festgestellt werden konnte. Außerdem wäre gerade mit solchen Geschlechtschromosomen die phänotypische Geschlechtsdifferenzierung und die Verschiebung derselben nicht besser zu erklären.

Das Fehlen der phänotypisch bisexuellen Sprosse und damit auch der fleurs synoiques in meinen Versuchen gab nun Anlaß zu folgender Fragestellung: Ist schon das Regenerationsprotonema phänotypisch eingeschlechtig, oder erst der aus ihm sprossende Gametophyt?

Es sind mindestens zwei Möglichkeiten ins Auge zu fassen. Bei der Regenerationstätigkeit einer Zelle des Apophysengewebes wird zunächst ein Protonemafaden gebildet. Enthält dieser noch latent die beiden Geschlechtsanlagen, wie seine Ursprungszelle? Oder wird schon beim Übergang dieser Ursprungszelle zur vegetativen Vermehrung eine Geschlechtstendenz zugunsten der anderen unterdrückt? Im ersten Falle würde dann die Dominanz eines Geschlechtes erst bei der Anlage der Gametophytenknospe am Protonemafaden eingeleitet. Denn der Gametophyt ist ja konstant eingeschlechtig, wenigstens bei den normaldiploiden Formen. Nehmen wir jedoch die zweite Möglichkeit an, so müßten wir uns den gemischtgeschlechtlichen Stammrasen dadurch entstanden denken, daß eben nicht nur eine einzige Zelle eines Regenerations-

objektes zur vegetativen Vermehrung übergeht, sondern mindestens noch eine zweite Zelle, deren Abkömmlinge dann das andere Geschlecht phänotypisch in Erscheinung treten ließen. So könnten dann eventuell die Rasen entstanden sein, bei denen die eine Hälfte geschlossen männlich, die andere weiblich sich zeigte, wie z. B. die Stammkultur 401a und 402b. Obwohl hier die männlichen Rasen erst ziemlich viel später erschienen. Die Bildung der eingeschlechtigen Rasen könnte so vor sich gegangen sein, daß aus einer oder mehreren Regenerationszellen Protonemarasen entstünden, die zufällig das gleiche Geschlecht als dominant erscheinen ließen. Allein jene Kulturen, in welchen das eine Geschlecht stark überwiegt und die Pflanzen mit dem entgegengesetzten Geschlecht nur vereinzelt und im ganzen Rasen zerstreut zu sehen sind, können mit dieser Annahme nicht mehr gut in Einklang gebracht werden, z. B. die Nrn. 349, 381 und 382. Sehr extrem verhielt sich namentlich Nr. 382. Dieser Rasen schien rein männlich zu sein und erst beim allmählichen Abbau desselben für Befruchtungsversuche wurden bei der Prüfung der Sprosse unter dem Präpariermikroskop zwei weibliche Gametophyten festgestellt mit 7 und 12 Archegonien im Blütenstand.

Die Frage hätte ich gerne entschieden mit Hilfe von Regenerationskulturen, die ihren Ursprung aus einer einzigen Sporogoniumzelle genommen hätten. Ganz junge Sporogonien, aus der Calyptra geschält, wurden im hängenden Tropfen mehrere Wochen in der feuchten Kammer gehalten. Bei einer allfälligen Regeneration, die man bei wiederholter mikroskopischer Beobachtung schon bei Beginn hätte feststellen können, hätte dann ein einziger Protonemafaden, eventuell vom Regenerationsobjekt losgelöst, einer diploiden Kultur den Ursprung geben können. Allein die Versuchskulturen wurden entweder mit Algen verunreinigt, oder das eingelegte Sporogon starb sonst ab. Eine zweite Serie von solchen Versuchen war leider ebenfalls resultatlos. Ein dritter Versuch mit Fragmenten der Apophyse von kräftigen Sporogonien nahm den gleichen Verlauf. Die Regenerationen sind eben, wie ja schon festgestellt wurde, nicht sehr häufig. Mit sehr viel Material und etwas anderer Versuchsanordnung wäre wohl doch ein Ziel zu erreichen.

Für den ersteren der beiden Fälle, daß das Regenerationsprotonema latent beide Geschlechtsanlagen enthält, müßte dann also die Dominanz des einen Geschlechtes bei der Anlage der Knospenbildung eingeleitet werden. Könnte man dann vielleicht eine Differenz in der morphologischen Entwicklung einer solchen Knospe feststellen bei männlichem und weiblichem Protonema? Wieder sollte ein heikles Experiment Auskunft geben.

Protonema aus der Regeneration von Blättern weiblicher und männlicher normal-diploider Sprosse wurde in hängenden Tropfen kultiviert. Es gelang, die Knospenbildung an männlichen Fäden zu verfolgen. Die entsprechenden Stadien sind festgehalten worden in Fig. 2. Die Fäden des weiblichen Protonemas dagegen wuchsen bloß in die Länge und schließlich machten ihm Algen, die inzwischen hineingeraten waren, zu starke Konkurrenz, so daß der Versuch aufgegeben werden mußte.

Es ist schließlich von untergeordneter Bedeutung, ob wir diese phänotypische sexuelle Differenzierung, die somatische Trennung, wie sie Collins nennt (1919), schon an den Ursprungsort des Protonemas, oder an denjenigen der Gametophytenknospe oder an irgendeinen Punkt der Entwicklung der Sprosse selbst verlegen müssen. Denn über das Wesen dieser Differenzierung wäre damit noch nichts festgestellt. In den Marchalschen Versuchen mit Funaria hygrometrica (Marchal 1911) ergaben Regenerationsexperimente mit Stengelfragmenten, die zwischen zwei männlichen Blüten entnommen worden waren, wieder Pflanzen mit beiden Geschlechtern. Collins erhielt bei der gleichen Pflanze aus Perichätialblättern oder aus regenerierenden Antheridien nur männliche Pflanzen. Bei Funaria hygrometrica scheint folglich die Differenzierung bei Anlage der Achselknospe für die Blütenstände eingetreten zu sein. Wesentlicher ist die Antwort auf die Frage nach dem Wie dieser Geschlechterverteilung. Bestehen zwischen den zwei Geschlechtstendenzen Korrelationen, die dann durch äußere Bedingungen oder bloß durch innere, oder durch beide zugleich reguliert würden? Es liegt nahe und kann nach den Versuchen von Klebs (1893 und 1916), Correns (1920) und namentlich auch Servettaz (1912) nicht außer acht gelassen werden, äußere Bedingungen der Ernährung, Belichtung, Wärmegenuß als bestimmende Faktoren anzunehmen. Dies für meine Versuchspflanzen namentlich mit dem Hinweis darauf, daß ja die verschiedenen Serien der Stammkulturen zu verschiedenen Jahreszeiten angelegt worden, und in Lichtquantität und Temperaturgang gewiß große Differenzen vorhanden waren. Allein hier spricht nun das Ergebnis in den Ablegerkulturen aus 349 eine andere Sprache, abgesehen davon, daß auch in den einzelnen Stammserien die sexuelle Differenzierung ganz verschieden war. Jene 50 Kulturen aus der Stammkultur 349 sind alle innerhalb von 2 Tagen angelegt worden (22. und 23. August 1919). Das Substrat war für alle dasselbe, alle waren auf dem gleichen Tisch auf der Terasse plaziert worden, die Überwinterung machten alle an den gleichen Orten mit und trotzdem ist das Ergebnis von der Mannigfaltigkeit, wie sie die Tabelle auf p. 49 zeigt. Ob Blätter oder

Stengelfragmente in Regeneration gegeben werden, scheint keinen Einfluß auf das Ergebnis zu haben. Weibliche Regenerationsobjekte haben nie einen rein männlichen Rasen entstehen lassen. Diese eine Tatsache erhält vielleicht eine gewisse Bedeutung, wenn die zytologischen Verhältnisse in die Diskussion einbezogen werden können. Bis jetzt ist mir dies jedoch noch nicht möglich. Aber zu gleicher Zeit und unter genau gleichen Bedingungen sind aus weiblichen Stengelfragmenten und Blättchen rein weibliche und gemischtgeschlechtliche Rasen gebildet worden. Wenn auch die Zahl der reinweiblichen Rasen durch vollständige Zerlegung derselben und mikroskopischer Prüfung der einzelnen Sprosse sich erheblich vermindert hätte zugunsten der gemischten Kulturen, oder ganz in dieser Rubrik aufgegangen wären, so hätten wir immer noch das Ergebnis derjenigen Kulturen, die aus männlichen Regenerationsobjekten hervorgegangen waren. Hier haben wir aus Stengelfragmenten alle drei Rasenformen entstehen sehen, am häufigsten den gemischten Typus.

Aus Kultur 349/38 wurden (26. Mai 1920) je fünf männliche und fünf weibliche Ablegerkulturen zweiter Generation angelegt, um das weitere Verhalten solcher Rasen zu verfolgen. Bis jetzt sind sie aber dem Geschlecht ihrer Mutterpflanzen treu geblieben. Vielleicht daß sie während der nächsten Vegetationsperiode noch einige Änderungen zeigen. Ebenso unklar lassen uns bis jetzt die Ablegerkulturen aus den vorwiegend männlichen Stammkulturen 381 und 383, angelegt Ende Mai 1920. Die Serien sind allerdings auch für solche Versuche zu klein. Vier männliche und ebensoviele weibliche Ablegerrasen aus 381 blieben in ihrem Geschlecht unverändert. Nr. 383 war bis zur Zeit der Kulturanlage rein männlich und ist es geblieben. Die 12 Ablegerkulturen, die aus lauter männlichen Regenerationsobjekten entstanden waren, blieben bis jetzt männlich mit Ausnahme von 383/2. Hier zeigt sich in der Mitte des Rasens eine große Gruppe von kräftigen Pflanzen, mit Archegonienständen. Eingelegt wurden zwei Stengelfragmente eines Hauptsprosses, der Antheridienstand war entfernt worden.

Eine merkwürdige Erscheinung als Ganzes sind auch die monströsen Kulturen, ganz unabgeklärt namentlich in bezug auf die sexuelle Differenzierung. Möglicherweise hängen wohl die Formverhältnisse mit den geschlechtlichen zusammen. Wie soll man sich die Bildung der verschiedenen Formen von Sporogonregeneraten erklären? Es wird jetzt wohl noch kaum möglich sein, eine einigermaßen befriedigende Vermutung aufstellen zu können. Am aufschlußreichsten wären jedenfalls die zytologischen Untersuchungen. Aber um diese Aufgabe z. B. für

die zwei weiblichen Kulturen 354 und 355 durchführen zu können, muß eine große Anzahl von Pflanzen für die Fixierung und weitere Verarbeitung zur Verfügung stehen. Denn gute Teilungsbilder in den vegetativen Organen zu erlangen, hängt etwas stark vom Zufall ab. Die Kultur 404 b dagegen bietet günstigere Aussichten, sofern ihre Antheridien nicht steril sind.

Womit ist die schon besprochene Möglichkeit der monströs-diploiden Pflanze, sich den Normal-Diplonten in ihrer Form nähern zu können, in Zusammenhang zu bringen? Worin besteht die Differenz zwischen der fertilen Monstrosität 354 und der bis jetzt sterilen Nr. 355? Nehmen wir noch hinzu die geschilderte Geschlechtskonstanz der Monströs-Diplonten! Diese Frage hängt natürlich eng zusammen mit der Geschlechtsinkonstanz der Normal-Diplonten! Aber das Auftreten von Anklängen an die fleurs synoiques (mit der Erscheinung der Keulenparaphysen) ist eben deshalb von Wichtigkeit, weil sie bei den übrigen Diplonten fehlt. Die rein männliche Form in 504 b spricht hier natürlich nicht mit.

Eine Möglichkeit möchte ich noch andeuten: Haben wir es in den monströsen Formen von Splachnum sphaericum mit ähnlich entstandenen polyploiden Pflanzen zu tun, wie sie Winkler (1916) in seinen Solanum-Pfropfkulturen erhalten hat? Könnten sie auch entstanden gedacht werden durch Verschmelzung zweier Zellen? Um diese Frage verfolgen zu können, müßte man durch Regenerationsversuche mit angeschnittenem Apophysengewebe im jederzeit mikroskopisch zugänglichen hängenden Tropfen und Feuchtkammer zunächst zu entscheiden suchen, ob Innengewebe der Apophyse regeneriert oder Epidermiszellen. Diese letzteren werden jedoch wohl kaum regenerieren infolge gut entwickelter Cuticula. Im ersten Falle dagegen wäre es ja nicht ausgeschlossen, daß die Protoplasten zweier benachbarter Zellen unter dem Einfluß traumatischer Reize sich vereinigen würden. Wir hätten dann also die tetraploide Form vor uns. Nur wäre es in diesem Falle um so verwunderlicher, daß die eine dieser Formen noch fertil sein sollte (Nr. 354). Es ist scheinbar doch nicht der richtige Weg zur Deutung dieser Verhältnisse. Auf die ernstlichen Schwierigkeiten solcher Regenerationsversuche, auch wenn das Material in genügender Menge vorhanden ist, ist schon hingewiesen worden.

Das Problem der Geschlechtsdifferenzierung, wie es hier kurz erörtert wurde, läßt sich zusammenfassend folgendermaßen darstellen: Die Einzelspore von Splachnum sphaericum ist streng unisexuell, ebenso die daraus sich entwickelnden Gameto-

phyten. Es liegt folglich ein weiterer Fall von Heterothallie vor. Anläßlich der Reduktionsteilung vollzieht sich eine scharfe Trennung der Geschlechter, die als genotypische Geschlechtsdifferenzierung bezeichnet werden kann. Die apospor entstandenen diploiden Sprosse dagegen führen genotypisch beide Geschlechtsanlagen. Bei Anlage der Gametophytenknospen am sekundären diploiden Protonema wird eine der beiden Anlagen dominant, die andere wird nur potentiell mitgeführt und kann später wieder in Erscheinung treten. Wir bezeichnen diese Geschlechtsdifferenzierung als eine phänotypische. Ihre kausalen Bedingungen sind uns bis jetzt noch in keiner Beziehung zugänglich. Ebenso sind auch die Sexualverhältnisse der monströs-diploiden Formen noch keiner Deutung fähig.

VI. Technik und Resultate der experimentellen Befruchtungen.

1. Technisches.

Durch die vegetative Vermehrung der Sprosse aus meinen haploiden und diploiden Stammkulturen wurde auch, in gewissem Sinne planmäßig, das Material für experimentelle Befruchtungsversuche gewonnen. Es standen zu diesem Zwecke zur Verfügung:

1. Haploide Rasen rein weiblichen und rein männlichen Geschlechts;
2. die diploiden Stammrasen, hauptsächlich gemischtgeschlechtlich, zum kleinen Teil dagegen eingeschlechtlich;
3. die diploiden Ablegerkulturen aus den Stammrasen, gemischt- und eingeschlechtlich.

Durch künstliche Befruchtung sollte es nun möglich gemacht werden, durch bestimmte Kombinationen diploide, triploide und tetraploide Sporogonien erzeugen zu können.

Am einfachsten gestaltete sich die Erzeugung tetraploider Sporogonien in den gemischtgeschlechtlichen diploiden Stamm- und Ablegerkulturen. Für diese ist die Möglichkeit einer Befruchtung sehr nahe liegend. Man braucht diese gemischtgeschlechtlichen Rasen einfach mit Wasser zu benetzen, um den Antheridien Gelegenheit zu geben, ihren Inhalt zu entleeren. Die frei werdenden Spermatozoiden finden auf ganz analoge Weise den Weg zu den Archegonien, wie in den natürlichen Rasen. Auf diese einfache Weise haben schon El. und Em. Marchal gute Erfolge erzielt. Meine Versuche führten zum selben Resultat. Ein Glastrichter, dessen enges Ausflußrohr der Tiefe der Erlenmeyergefäße angepaßt war, wurde unten mit einer feinen Ausflußöffnung versehen.

Dieser Trichter zerstreute das oben eingeschüttete sterilisierte Wasser in ganz feinem Geriesel über die Pflanzen, ohne sie zu knicken oder umzulegen. So wurden im Herbst 1919 die Stammkulturen 345, 349, 350, 379 und 381 behandelt, dann im Frühjahr 1920 die gemischtgeschlechlichen Ablegerkulturən 349/2, 349/5, 349/45, 349/50.

Ganz anders mußten die Befruchtungsversuche an rein weiblichen Rasen vorgenommen werden, also den weiblichen haploiden und den wenigstens bei makroskopischer Betrachtung eingeschlechtlichen diploiden Kulturen. Hier wurde die Übertragung von Spermatozoiden notwendig, die aus männlichen Kulturen stammten. Und zwar möglichst so, daß eine Verunreinigung des zu befruchtenden Rasens vermieden werden konnte. Es wurde ungefähr der gleiche Weg eingeschlagen, der schon bei künstlichen Befruchtungen von Farnprothallien und Charen begangen worden ist (vgl. z. B. Ernst 1918). Ich wählte für meine speziellen Verhältnisse folgenden Weg: Aus den Kulturen mit blühenden männlichen Sprossen wurden solche auf möglichst sterilem Wege herausgehoben. Die benützten Glasutensilien wurden jeweils mit Alkohol sterilisiert, die Pinzetten usw. dagegen in der Flamme. Die Blütenstände wurden samt den endständigen Blättern vom Stämmchen getrennt, ohne sie zunächst mit Wasser in Berührung zu bringen. Erst nach Abtrennung vom Sproß unter dem Präpariermikroskop gelangten die Antheridienstände in einer Embryoschale in sterilisiertes destilliertes Wasser. Hier konnte das Austreten der Gallertkörper aus den Antheridien beobachtet werden, wenn der richtige Reifemoment einigermaßen getroffen worden war. Dann löste sich der austretende Gallertkörper unter kleinen Explosiönchen auf, so bald er ins freie Wasser heraustrat. Schon bei nicht sehr starker Vergrößerung konnten die Spermatozoiden als feine, lichtbrechende Punkte wahrgenommen werden. Aus etwas älteren Antheridien dagegen löste sich der Gallertkörper entweder bloß noch teilweise auf, oder er blieb als Ganzes im Wasser liegen. Trotzdem die Spermatozoiden sich in ihren Gallerthüllen in lebhaft otierender Bewegung befanden, vermochten sie sich nicht zu befreien. Waren jedoch keine freien Spermatozoiden zu beobachten, so wurde jeweils solches Antheridienmaterial nicht weiter benützt. Dieses spermatozoidenhaltige Wasser mußte nun in die weiblichen Kulturen gebracht werden. Dazu wählte ich folgenden Weg: Eine Pipette mit langem Glasröhrchen war in eine fast kapillare Spitze ausgezogen. Etwa 2 cm hinter der Spitze war die Röhre ampullenartig erweitert. Das Spermatozoidenwasser konnte so in die Ampulle aufgesogen werden. Brachte man jetzt die Pipettenspitze über einen Archegonien-

stand, so konnte durch einen schwachen Druck auf den kleinen Gummiball ein sehr feiner Tropfen auf das Perichätialbüschel eines einzelnen Sprosses abgegeben werden, so daß er darauf liegen blieb. In dieser Weise mußte in sehr lockeren Rasen Sproß für Sproß befruchtet werden. Waren die Rasen jedoch sehr dicht, so flossen die einzelnen Tropfen zusammen, wurden jedoch von den dichtstehenden Blättern kapillar festgehalten. Für solche Experimente war nun das Arbeiten im Impfschrank notwendig, so unbequem dies auch auf längere Dauer werden konnte. Es sind auch dann noch Verunreinigungen nicht selten. Hier spielt besonders der Baumwollverschluß eine etwas gefährliche Rolle, namentlich dann, wenn die Kulturen vorher lange im Freien gestanden sind. Dann ist die Gefahr sehr nahe, daß beim Abheben des Baumwollpfropfens anhaftende Pilz- und andere Sporen in die Kultur gelangen. Das Abbrennen desselben in der Flamme zerstört ihn in kurzer Zeit.

Mit Hilfe dieser Methode war es nun möglich, bei den Befruchtungen systematisch folgende Ziele zu verfolgen:

1. Erzeugung diploider Sporogonien, an haploiden weiblichen Sprossen.
2. Erzeugung triploider Sporogonien durch Übertragung:
   a) haploider Spermatozoiden auf weibliche diploide Kulturen oder
   b) diploider Spermatozoiden auf haploide weibliche Rasen. Dieser letztere Weg ist der absolut sichere, dagegen die erste Kombination a) nicht, weil, wie wir gesehen haben, die Eingeschlechtlichbkeit der diploiden Kulturen nur ganz bedingt angenommen werden kann.
3. Erzeugung tetraploider Sporophyten durch Übertragung diploider Spermatozoiden auf diploide weibliche Rasen.

Im allgemeinen kann man annehmen, daß, günstige Wahl des Zeitpunktes vorausgesetzt, bei solchen künstlichen Befruchtungen im weiblichen Rasen stets einige befruchtungsfähige Archegonien vorhanden sind. Um jedoch eine größere Zahl solcher künstlich erzeugter Sporophyten erhalten zu können, war es notwendig, die gleichen Befruchtungen verschiedene Male zu wiederholen.

Diese Methode wurde erstmals angewendet im Herbst 1919. Es standen mir für solche Versuche erst nur eine größere Anzahl von haploiden männlichen Pflanzen zur Verfügung. So wurden

die haploiden Kulturen-Nrn. 597, 604, 618 und
die diploiden Kulturen-Nrn. 349/2, 349/8, 349/10,
349/13, 349/18, 349/50

mit haploiden Spermatozoiden befruchtet am 2., 4., 5. und 10. Oktober.

Natürlich war für diesen Herbst ein sichtbares Resultat nicht mehr zu erwarten. Im Frühjahr 1920 waren dann sowohl die haploiden, als auch die diploiden Rasen beider Geschlechter wieder im blühenden Zustande. Somit war jetzt die Möglichkeit geboten, die Befruchtungen in größerer Anzahl und vermehrter Wiederholung durchzuführen. Am 15. April wurde damit begonnen und mit Unterbrechungen von 3, 5 oder 10 Tagen wurden sie jeweils für die nämliche Kultur immer in entsprechend gleicher Kombination wiederholt bis zum 7. Juni. Zu diesem Zeitpunkte enthielten die männlichen Pflanzen der haploiden und diploiden Kulturen nur noch ältere Antheridienstände, die keine beweglichen Spermatozoiden mehr entließen. Die Kulturen hatten auch etwas gelitten durch die hohen Temperaturen. Da sich dann aber die Ergebnisse nicht in der erwarteten Folge einstellten, wurden die Befruchtungen Mitte August, im September bis anfangs Oktober 1920 in größeren Zeitintervallen wiederholt, zum Teil mit den gleichen Kulturen, zum Teil auch mit inzwischen neu herangewachsenen Einsporenkulturen und Ablegerkulturen.

2. Die Ergebnisse der Befruchtungen.

In den diploiden Stammkulturen Nr. 345, 349, 350 zeigten sich schon Mitte April 1920 einige ganz junge Sporogonien, denen dann nach und nach eine größere Anzahl folgten, Ende April auch in Kultur Nr. 370 und 381. Sie waren offenbar das Ergebnis der Überrieselungsversuche vom Herbst 1919.

Die Kulturen, die im April und Mai 1920 mit spermatozoidenhaltigem Wasser befruchtet worden waren, zeigten seit Juni keine weiteren Veränderungen, als daß sie langsam etwas größer, die Rasen dichter und daher von dem nach oben verjüngten Erlenmeyerkolben zusammengedrängt wurden. Auch dies ist ein Nachteil dieser Gefäße. Auffallend war allerdings, daß in den meisten befruchteten Rasen zerstreut einzelne Sprosse sehr große Blätter ausbildeten, und zwar drängten sich hauptsächlich die Perichätialblätter dem Auge auf. Die Erscheinung deutete darauf hin, daß diese betreffenden Individuen eventuell ein junges Sporogon enthielten. Stichproben, die ich im August 1920 aus fast allen Kulturen entnahm, zeigten wirklich folgendes: In den haploiden Kulturen enthielten die meisten großblättrigen Sprosse in ihrem Perichätialbüschel ein kleines Sporogonium, von der Art wie sie in Fig. 5 dargestellt sind. Diese Feststellung konnte gemacht werden sowohl in den Kulturen, die mit haploiden, als auch in denjenigen, die mit diploiden Antheridien befruchtet worden waren. In der Ausbildung

war keinerlei Unterschied festzustellen, obwohl in den einen Rasen diploide, in den anderen triploide Sporogonien erwartet werden mußten. Ganz ähnlich verhielten sich die weiblichen diploiden Rasen. Auch hier waren in allen Kulturen zahlreiche junge Sporogonien vorhanden. Leider scheinen die Vegetationsbedingungen im September, schon der regnerische August mit wenig Licht, für die weitere Entwicklung der jungen Sporogonien nicht mehr genügt zu haben. Sie sind bis zum Beginn der Vegetationsruhe nicht mehr aus ihrer Perichätialumhüllung herausgewachsen. Möglicherweise gelingt ihnen dies noch im Frühjahr 1921. Die Kulturen sehen auch nicht mehr sonderlich lebenskräftig aus. Die unteren Partien des Rasens sind bis weit hinauf gelblich geworden infolge Verlust des Chlorophylls, ein ähnlicher Vorgang, wie er bei Polster bildenden Moosen auftritt.

Das Vorkommen einer großen Anzahl von Sporogonien in allen künstlich befruchteten Rasen zeigt, daß die angewendete Methode wohl ein brauchbarer Weg ist, um Befruchtungen und Kreuzungen nicht nur zwischen heteroploiden Moosen der gleichen Spezies, sondern auch zwischen solchen verschiedener Rassen und Arten ausführen zu können.

Mehr im Sinne einer Anmerkung muß ich auf das leider zweideutige Resultat in der haploiden Kultur Nr. 604 etwas genauer eingehen. Die positiven, wenn auch spärlichen Ergebnisse der Befruchtungen vom Herbst 1919 zeigten sich, wie schon erwähnt, schon Mitte April in zwei haploiden (Nr. 597 und 618) und den diploiden Stammkulturen. Die haploide Kultur Nr. 604 zeigte zu diesem Zeitpunkte noch kein Ergebnis. Sie wurde dann am 5. Mai für einen neuen Befruchtungsversuch mit diploiden Spermatozoiden benützt. Am 26. Mai konnte dann plötzlich das Erscheinen eines Sporogons registriert werden. Es entwickelte sich zu einem kräftigen Sporogon, das in der Folge reife Sporen zur Sporenaussaat lieferte (24. Juni). Aus dem Keimmaterial wurden eine größere Anzahl von Einsporenkeimlingen isoliert und in der bereits beschriebenen Weise monospore Kulturen angelegt, von denen die Nrn. 3005—3016 je einen kräftigen Rasen erzeugten. Erst jetzt zeigte es sich bei Durchsicht der Befruchtungsprotokolle, daß diese Kultur 604 im Herbst 1919 mit haploiden Spermatozoiden befruchtet worden war. Was war nun hinsichtlich des Geschlechtes von diesen Einsporenkulturen zu erwarten?

Einige Momente sprechen dafür, daß dieses Sporogon triploid sein könnte: Sein Erscheinen datiert einen vollen Monat später gegenüber allen andern Ergebnissen der Befruchtungsversuche vom Herbst 1919. Drei Wochen nach der Befruchtung dieses Rasens mit diploiden Sperma-

tozoiden (Frühjahr 1920) wurde das Sporogon sichtbar. Auch dies gibt nicht ohne weiteres zu Bedenken Anlaß. Aber: Warum haben dann nicht auch die übrigen Befruchtungen vom Anfang Mai in so rascher und kräftiger Art Resultate geliefert? Für Triploidie des genannten Sporogoniums spricht nun aber, wie mir scheint, vor allem der Umstand, daß zwei der vorhin genannten Einsporenkulturen, Nr. 3008 und 3016, einen gemischtgeschlechtlichen Rasen aufweisen. Wir ständen damit vor einer Tatsache, die noch weiter verfolgt werden muß. Denn es ist ja zu erwarten, daß die Vorgänge bei der Sporenbildung in triploiden Sporogonien allerlei Unregelmäßigkeiten aufweisen werden. Und nach allem, was wir wissen, ist von einem Studium dieser Sporogenese und von dem Verhalten der aus solchen Sporen hervorgehenden Pflanzen auch ein Aufschluß über die zytologischen Vorgänge bei der Geschlechterverteilung zu erwarten. Über die Kernverhältnisse und Chromosomenzahlen von Splachnum sphaericum und seiner experimentell erzeugten neuen Formen soll später zusammenhängend berichtet werden. Bis jetzt ist festgestellt, daß die haploide Zahl 8 beträgt, die diploide natürlicherweise 16. Die Zellen der triploiden Kapsel müßten folglich 24 Chromosomen aufweisen. Auf Grund dieses dreifachen Chromosomensatzes kann man sich über die Vorgänge in der Sporogenese folgende Überlegungen machen:

Die weibliche haploide Mutterpflanze enthielt als Geschlechtsanlage diejenige für weiblich. Die dazugetretene diploide Chromosomengarnitur besitzt je einmal die Anlage für weiblich und männlich. Setzen wir voraus, daß bei der Reduktionsteilung diese zwei Geschlechtschromosomen zu einem Geminus zusammentreten und sich auch wieder trennen. In einem andern Geminus des 3. Chromosomensatzes ist dann noch als nur einmalige Anlage diejenige für weiblich vorhanden. Je nachdem nun diese nach der einen oder andern Tochterplatte wandert, erhalten wir folgende zwei Möglichkeiten der geschlechtlichen Differenzierung:

1. Die solitäre Anlage für weiblich addiert sich dem Tochterkern, der schon eine gleiche Anlage erhalten hat. So erhalten wir in der Tetrade zwei Sporen mit doppelter Anlage für weiblich, zwei mit einfacher männlicher Anlage, also nur unisexuelle Sporen.

2. Die solitäre weibliche Anlage wandert in den Tochterkern mit dem „männlichen“ Chromosom. Diese Tetrade würde zwei unisexuelle weibliche und zwei bisexuelle Sporen liefern.

Wir hätten somit hier den Fall, wo wir den gemischtgeschlechtlichen monosporen Rasen unterbringen könnten. Wir haben hier natürlich den günstigsten, weil einfachsten und regelmäßigsten Fall voraus-

gesetzt, sowohl für die Bildung der Gemini als für die Trennung der ganzen Chromosomen. Es ist jedoch leicht einzusehen, daß für Unregelmäßigkeiten ein breiter Spielraum vorhanden ist. Was an dieser theoretischen Zurechtlegung richtig ist und was falsch, kann erst auf experimentellem Wege festgestellt werden.

3. Die tetraploiden Sporogonien.

Die tetraploiden Sporophyten zeigen gegenüber den diploiden der Naturrasen und den gleichzeitig auftretenden in den Kulturrasen (597 und 618) die auffallende Erscheinung, daß sie in ihrem Wachstum stark zurückbleiben. Man kann fast von einer harmonischen Verkleinerung reden. Die größten tetraploiden Sporogonien erreichen kaum die mittlere Größe der diploiden Sporogonien. Auch diese schwanken ja, wie wir gesehen haben, in der Länge der Seta und der Größe der Kapsel sehr stark. In einem und demselben Naturrasen treten neben sehr großen Sporogonien häufig auch solche auf, die nicht einmal die halbe Höhe der ersteren erreichen. Insofern ist also die wechselnde Größe der tetraploiden Sporogonien nichts außergewöhnliches, aber sie bleiben auch durchschnittlich hinter den diploiden Sporogonien zurück (vgl. Fig. 13 *I* und 48). Das in Fig. 13 *I* dargestellte diploide Sporogon ist ein allerdings sehr kräftig entwickeltes Exemplar aus dem schon oft erwähnten Naturrasen vom Standort. Die veränderten Kulturbedingungen am Versuchsstandort als Ursache dafür anzunehmen, ist nicht möglich, da auch die Sporogonien in Nr. 597 und 618 eine sehr kräftige Entwicklung zeigten, und zwar in sehr dichten Rasen, während das tetraploide Sporogon dem eher lockeren Rasen 349 entstammt. Für den eingehenden Vergleich von Einzelmerkmalen fehlte vorderhand das nötige Material. Von den im Sommer 1920 entstandenen ca. 30 tetraploiden Sporogonien wurde der größte Teil verwendet für Regenerationsversuche, um tetraploide Gametophyten zu erhalten. Eine kleine Anzahl (ca. 8) wurden für die zytologische Untersuchung fixiert. Die Vergleichung einzelner Merkmale beschränkte sich infolgedessen auf die Größe der Stomata, auf das Peristom und auf die Sporen.

Von den Stomata je einer diploiden und einer tetraploiden Kapsel von ungefähr gleicher Größe wurden die größten in der Fig. 49 dargestellt. Hier gewinnt man den Eindruck, daß die tetraploide Kapsel die größeren Stomata aufweist. Mit den Spaltöffnungsschließzellen erscheint auch das angrenzende epidermale Gewebe bedeutend großzelliger, als dasjenige der diploiden Kapsel. Der Vergleich der Peristome dagegen verwischt diesen Eindruck wieder. In Fig. 50a ist das

Peristom einer diploiden, in b einer tetraploiden Kapsel dargestellt. Die Länge der Zähne der ersteren übertrifft diejenige der letzteren, obwohl die beiden Kapseln ungefähr die gleiche Größe aufwiesen. Ebenso unbefriedigend sind die Messungen, die ich an je 100 diploiden und tetraploiden Sporen ausführte. Der mittlere Durchmesser betrug für die haploiden Sporen derjenigen Kapsel, der das Peristom und die Stomata entnommen sind, 8 μ, für die entsprechenden diploiden Sporen dagegen 9,1 μ. Jedenfalls können diese Vergleichsresultate noch nicht als endgültige betrachtet werden. Mit mehr Material sind wohl eindeutigere Ergebnisse zu erreichen.



Fig. 48.

Die diploiden Sporen sind keimungsfähig. Aus den Aussaaten solcher sind zur Prüfung der Sexualverhältnisse der diploiden Sporen

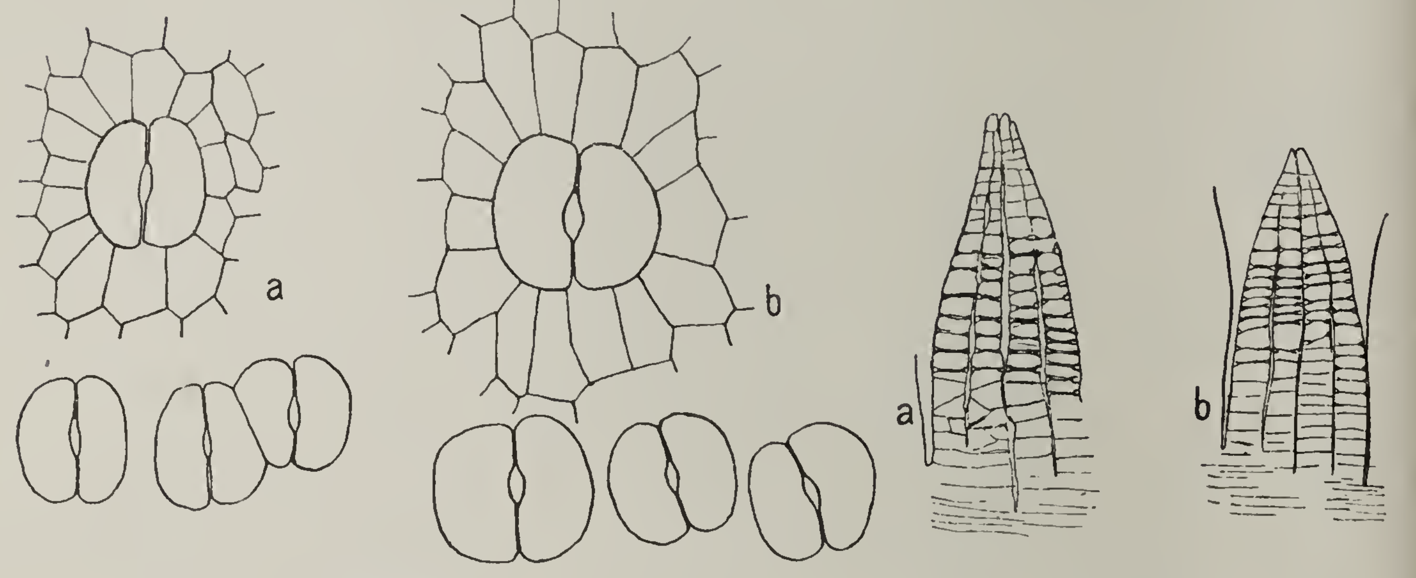


Fig. 49. Fig. 50.

Fig. 48. Weiblicher diploider Sproß mit tetraploidem Sporogon. Vergr. 10 : 1.

Fig. 49. a diploide, b tetraploide Stomata, beide Kapseln von ungefähr gleicher Größe. Vergr. 330 : 1.

Fig. 50. Peristomzähne einer diploiden (a) und einer tetraploiden Kapsel (b). Vergr. 86 : 1.

Einsporenkulturen hergestellt worden. Es gelang indessen nur, acht solcher monosporer Protonemarasen in Erlenmeyer übertragen zu können, von denen einer in der Folge noch ausgeschieden werden mußte infolge einer Verunreinigung. Bis Ende der Vegetationsperiode 1920

entwickelten sich diese Kulturen in bezug auf ihr geschlechtliches Verhalten wie diejenigen aus haploiden Sporen, das heißt, sie blieben rein eingeschlechtlich. Von den sieben Kulturen erzeugten drei nur weibliche, vier nur männliche Sprosse. Dieses Ergebnis überrascht einigermaßen. Zum Teil mag es wohl beruhen auf der für solche Untersuchungen zu geringen Anzahl von Einsporenkulturen. Ferner muß damit gerechnet werden, daß im Verlauf der folgenden Vegetationsperiode die Rasen ihr sexuelles Verhalten ändern und in der einen oder anderen Kultur beide Geschlechter zu finden sein werden. Dies ist schon auf Grund folgender Überlegung zu erwarten.

Für die Geschlechtstrennung im Verlauf der Reduktionsteilungen in der tetraploiden Kapsel sind mindestens die folgenden zwei Möglichkeiten ins Auge zu fassen:

Die Tetraploidie dieses Sporophyten ist durch Vereinigung einer diploiden Eizelle mit einem diploiden Spermatozoid entstanden. Jede dieser beiden Gameten enthält aber neben dem morphologisch manifesten noch das antagonistische Geschlecht, jedoch nur latent. Wir setzen wiederum die wohlberechtigte Annahme voraus, daß die Anlagen für die Geschlechtstendenzen an je ein Chromosom gebunden sind. In der tetraploiden Chromosomengarnitur sind folglich vier Geschlechtschromosomen vorhanden, zwei mit Anlage für männlich, zwei mit weiblicher Anlage. Es müssen sich folglich im vierfachen Chromosomensatz anläßlich der heterotypischen Teilung zwei Geschlechtsgemini bilden. Jeder Geminus enthält die Anlage für männlich im einen, diejenige für weiblich im anderen Chromosom. Ist nun die Verabschiedung der Chromosomen in beiden Gemini eine gleichsinnige, so erhält der eine Tochterkern zweimal die weibliche, der andere zweimal die männliche Anlage. Die Tetrade würde somit vier Sporen aufweisen, von denen je zwei entgegengesetzt, aber rein eingeschlechtlich wären. Ist hingegen das Auseinanderweichen der Chromosomen in den zwei Gemini ein gegensinniges, so wandert aus dem einen Geminus die weibliche Anlage in den ersten, die männliche in den zweiten Tochterkern. Aus dem anderen Geminus wandert aber das männliche Chromosom in den ersten, das weibliche in den zweiten der beiden Tochterkerne. So sind dann in der Sporentetrade vier Sporen vorhanden, von denen alle die Anlage für beide Geschlechter enthalten. Über das numerische Verhältnis zwischen den eingeschlechtlichen und den gemischtgeschlechtlichen Sporen, die nach diesen angeführten Voraussetzungen zu erwarten wären, können nur sehr große Versuchsserien mit monosporen Kulturen einigen Aufschluß geben.

Das hier angedeutete Problem steht in ganz naher Beziehung zu demjenigen, das uns schon bei der Erörterung der Geschlechtsverhältnisse von Sporen aus triploiden Sporogonien begegnete. Möglicherweise eröffnet das eingehendere Studium der Einsporenkulturen aus Sporen triploider und tetraploider Sporophyten einen Weg, der neben dem zytologischen tiefer in die Frage der Geschlechtertrennung hineinführt.

4. Die tetraploiden Gametophyten.

Wie schon angedeutet wurde, ist die Mehrzahl der tetraploiden Sporogonien dazu verwendet worden, Regenerationskulturen anzulegen. Die Herstellung derselben erfolgte auf die gleiche Art, wie sie für die diploiden Sporogonregenerationen beschrieben wurde. Im Verlauf der Monate Mai und Juni 1920 wurden 64 solcher Kulturen angelegt (Nrn. 1001—1064). Die Regenerationsfähigkeit erwies sich weit schwächer, als diejenige der diploiden Apophysen. Ein erstes Protonema, aus nur wenigen Fäden gebildet, wurde anfangs Juli festgestellt in Kultur 1008, jedoch schon in abgestorbenem Zustande. Ein ähnliches Apophysenfragment mit einigen anhaftenden, schon im Zerfall begriffenen Zellfäden wurde der Kultur 1022 entnommen. Endlich konnte am 30. Juli in Nr. 1053 ein kräftiger, gesunder Protonemarasen festgestellt werden, der dann in rascher Folge einen reichlichen Rasen von tetraploiden Gametophyten entstehen ließ.

Am 17. August wurde dieser Kultur bereits ein kräftiger Sproß mit einem ganz normal aussehenden Antheridienstand entnommen. Er wurde sofort verwendet zur Anlage einer Serie von neun Ablegerkulturen (Nrn. 1053/1 – 9). Alle ausgelegten Blätter und Stengelfragmente regenerierten, so daß Ende Oktober kräftige Rasen vorhanden waren. Sie fallen gegenüber den haploiden und diploiden Kulturen auf durch ihre intensiv-sattgrüne Färbung. Einzig in Nr. 1053/6 ist bis zum Abschluß der vorläufigen Untersuchungen nur ein kräftiges Protonema zu beobachten. Es scheint sich hier eine jener Monstrositäten vorbereiten zu wollen, wie wir sie für drei diploide Apophysenregenerate beschrieben haben (speziell Nr. 404 b). Auffallend ist hier nur der Umstand, daß gerade dieses Gametophytenfragment (eine Endknospe mitsamt einigen Blättchen und den noch jungen Antheridien) den normalen Entwicklungsgang nicht zu finden scheint.

Die tetraploiden Sprosse von Splachnum sphaericum zeigen bei genauerem Vergleich mit denjenigen haploider und diploider Regenerate außer den bereits angedeuteten Unterschieden wenig Differierendes. Die Maßverhältnisse einzelner Organe konnten bis jetzt noch nicht zum

Vergleich beigezogen werden, da es noch nicht ratsam schien, den wenigen Kulturen das nötige Untersuchungsmaterial zu entnehmen. Vorerst kann nur festgestellt werden, daß die Tetraplonten sichtlich größer zu sein scheinen als die Diplonten. Zu dieser Feststellung gelangt man namentlich bei einem Vergleich des Protonemas aus dem tetraploiden Stammrasen mit den Protonemen der haploiden und diploiden Pflanzen (vgl. die Fig. 51 mit den Fig. 1, 22, 33, 41). Auch das Protonema der monströs-diploiden Pflanzen (vgl. Fig. 33) steht diesem tetraploiden bedeutend nach, wenn wir die entsprechenden Vergrößerungen gehörig berücksichtigen. Die Chloroplasten fallen merkwürdigerweise wieder aus der Rolle. Die einzelnen Körner der tetraploiden Protonemazellen erreichen die Größe derjenigen in Fig. 33 nicht ganz. Die Protonemazellen der Fig. 41 (aus Kultur 404b) stehen den tetraploiden nicht stark nach, aber die Chlorophyllkörper sind wesentlich kleiner. Das Habitusbild eines tetraploiden männlichen Sprosses aus Stammkultur Nr. 1053 zeigt deutlich die charakteristischen Merkmale: Schlankes Stämmchen mit nicht zahlreichen, ziemlich kleinen Stengelblättern. Ihre Form entspricht ganz der normalen, ebenso die Perichätialblätter des dichtbesetzten Antheridienstandes (Fig. 52).

Sehr reichlich ist die Verzweigung dieses relativ jungen Sprosses. (Er wurde im Sept. 1920 dem Rasen entnommen.) Die Geschlechtsorgane zeigen vollständig normalen Bau, wie Fig. 53 erkennen läßt. Eine variationsstatistische Längen- und Breitenmessung einzelner Organe (Antheridien und Paraphysen) und somit ein eingehender Vergleich mit den anologen Maßen haploider und diploider Organe konnte bis jetzt noch nicht durchgeführt werden. Es sind erst sieben entleerte Antheridien gemessen worden. Ihre Maße blieben hinter denjenigen haploider und diploider Antheridien zurück.

Sehr erfreulich und vielversprechend ist die Feststellung, daß die Antheridien tetraploider Gametophytensprosse gänzlich normal ausreifen, einen Gallertkörper entlassen, der sofort beim Eintritt in Wasser zerfließt und die lebhaft beweglichen Spermatozoiden frei werden läßt. Die entleerten Antheridien sind auch in der Zeichnung erkennbar am hyalinen Zellkragen, während die übrigen noch jüngere Stadien repräsentieren. Die Paraphysen dieser Blütenstände weisen ebenfalls das gewöhnliche normale Bild auf (vgl. Fig. 53 und 56). Die kurzen Paraphysen sind eher etwas kleiner als selbst in den haploiden Sprossen. Die Keulenparaphysen ragen wenig über die Antheridien hinaus, im Vergleich zu den Blütenständen der früher besprochenen Formen. Möglicherweise hängen diese schwächeren Ausmaße der tetraploiden Gametophyten mit

der auffallenden Dichte des Rasens zusammen, vielleicht auch mit den äußeren Bedingungen: Herbsttemperatur und -Belichtung.

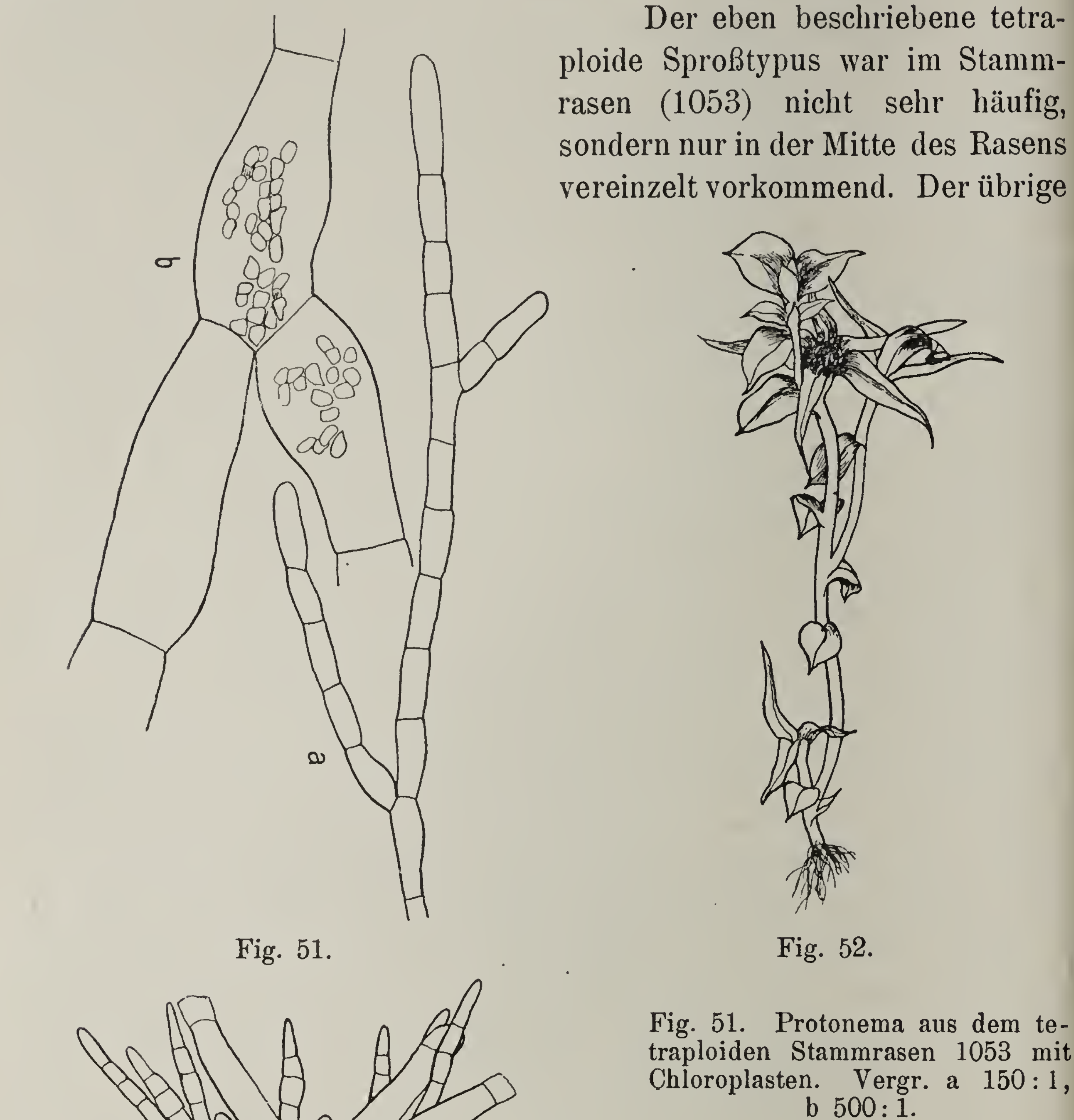


Fig. 51.

Fig. 52.

Fig. 53.

Fig. 51. Protonema aus dem tetraploiden Stammrasen 1053 mit Chloroplasten. Vergr. a 150 : 1, b 500 : 1.

Fig. 52. Männlicher Sproß aus dem tetraploiden Rasen (Kult. 1053). Vergr. 10 : 1.

Fig. 53. Eine Gruppe von tetraploiden Antheridien mit Paraphysen. Vergr. 86 : 1.

Der eben beschriebene tetraploide Sproßtypus war im Stammrasen (1053) nicht sehr häufig, sondern nur in der Mitte des Rasens vereinzelt vorkommend. Der übrige Teil desselben war in der Entwicklung noch weniger fortgeschritten. Die Endknospen der jungen Sprosse enthielten meistens erst kurze Paraphysen, hie und da ein kleines Trüppchen ganz junger Antheridien. Eigentümlicherweise sind die Gametophyten in den Ablegerkulturen weit kräftiger entwickelt, wohl infolge der lockeren Bau-

art der Rasen. Sie lassen in verstärktem Maße das satte Grün erkennen. Ein Einzelindividuum der Kultur Nr. 1053/5 ist in Fig. 54 dargestellt. Auf den ersten Blick könnte diese Pflanze wohl für eine weibliche gehalten werden: Relativ dichtstehende, großflächige Stengelblätter. Alle diese Blätter sind jedoch, verglichen mit den entsprechenden der haploiden Sprosse, erheblich kleiner (vgl. Fig. 55 mit z. B. Fig. 6).

Besonders auffällig ist an diesen Kulturen, daß in dem endständigen Blattbüschel der Sprosse, das gewissermaßen ein weibliches Perichätium

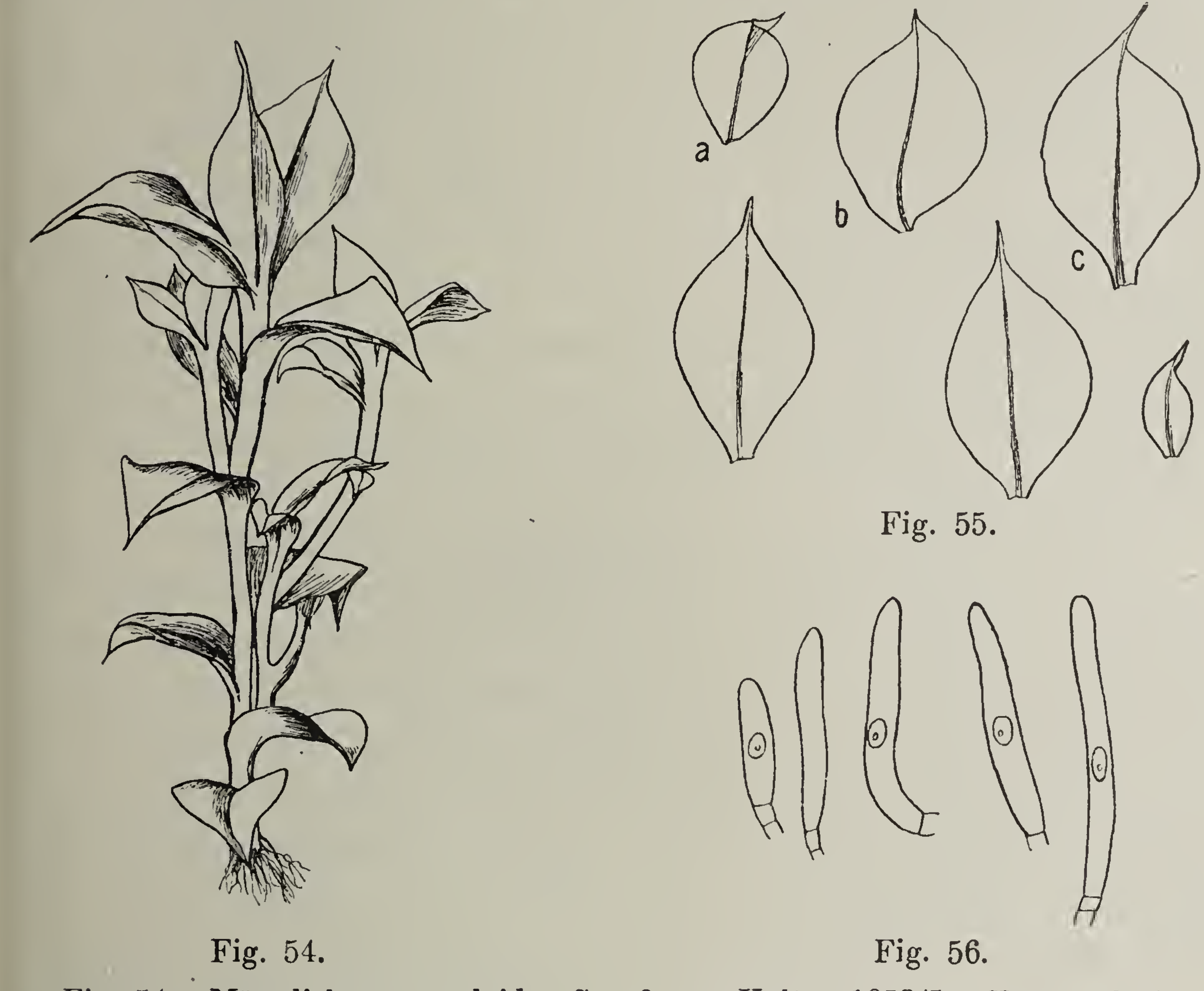


Fig. 55.

Fig. 54. Fig. 56.

Fig. 54. Männlicher tetraploider Sproß aus Kultur 1053/5. Vergr. 10 : 1.

Fig. 55. Stengelblätter (a, b, c) und Perichätialblätter eines tetraploiden männlichen Sprosses aus Ablegerkultur 1053/5. Vergr. 10 : 1.

Fig. 56. Kurze Paraphysen aus einem ganz jungen Antheridienstand eines tetraploiden Sprosses aus Kultur 1053/5. Vergr. 240 : 1.

darstellt, meist ein noch sehr junger Antheridienstand steckt, der erst die kurzen Paraphysen zeigt (Fig. 56). Diese selbst sind normal ausgebildet, erreichen aber die Größe derjenigen haploider Blütenstände ebenfalls nicht. Ob diese Sprosse ihren Habitus demjenigen des männlichen Typus haploider und diploider Rasen noch nähern, oder ob sie diese auffallende Zwischenstellung beibehalten, wird sich im Laufe der nächsten Vegetationsperiode zeigen. Ebenso ist zu erwarten, daß dann

im Stammrasen und eventuell in den Ablegerrasen die weiblichen Sprosse auftauchen werden, die bis jetzt noch nicht festgestellt sind. Sofern sich dann auch diese weiblichen Gametophyten ebenso normal verhalten wie die männlichen, könnte mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit auf Erfolg an die Vornahme von Befruchtungsversuchen zur Erzeugung oktoploider Sporophyten geschritten werden.

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Splachnum sphaericum (Linn. Fil.) Swartz läßt sich auf zusagendem Substrat gut kultivieren und zeigt ein sehr gutes Regenerationsvermögen. Wird diese vegetative Vermehrung einzelner Sprosse auf gut sterilisiertem Substrat und in steril bleibenden Gefäßen vorgenommen, so erhält man verhältnismäßig leicht absolute Reinkulturen.

2. Die durch Regeneration aus Teilen männlicher und weiblicher Sprosse entstehenden Rasen behalten das Geschlecht des Ausgangssprosses konstant bei. Auch die monosporen Kulturen zeigen, daß Splachnum sphaericum streng diözisch ist und zu den erstmals von El. und Em. Marchal experimentell festgestellten heterothallischen Laubmoosen gehört.

3. Durch Regeneration von Fragmenten unreifer diploider Sporogonien, am besten aus Teilen der Apophyse, entstehen diploide Protonemen, die diploide Gametophyten liefern. Diese apospore diploide Form ist homothallisch. Die Regenerationsrasen normaler Diplonten sind in überwiegender Zahl gemischtgeschlechtlich. Das heißt, die einzelnen Gametophyten als Sprosse des homothallischen Protonemas sind phaenotypisch unisexuell. Aus dem nämlichen Protonema gehen männliche und weibliche Sprosse hervor. Die Ablegerkulturen zeigen klar daß genotypisch beide Geschlechter vorhanden sind.

4. Die in den einzelnen Sporogonregeneraten zur Entwicklung gekommenen Sprosse verhielten sich hinsichtlich ihrer Morphologie und ihres Geschlechtes verschieden. Die weitaus größere Zahl von Regeneraten lieferte eine normal-diploide Form, für welche auf maßstatistischem Wege gezeigt werden konnte, daß sie hinsichtlich der Ausbildung ihrer Organe, des Längen- und Breitenverhältnisses von Zellen und Kernen zur haploiden Form in dem zu erwartenden Verhältnis sich befinden, wie wir es gemäß der Kernplasmarelation mit der Kern- und Chromosomenverdoppelung erwarten müssen.

5. Außer den normal-diploiden Kulturen wurden im Verlauf dieser Regenerationsversuche folgende abweichende, monströs-diploide Formen festgestellt:

a) Eine Kultur mit sehr großen Sprossen und tiefrinnigen Blättern mit außerordentlich zahlreichen Archegonien im Blütenstand. Die Archegonien sind bedeutend länger als diejenigen normal-diploider Sprosse. Diese Form ist fertil, und bei vegetativer Vermehrung habituell konstant.

b) Eine weibliche Form, welche im ganzen Aufbau der Sprosse starke Störungen aufweist, namentlich in der Blattgestaltung, Form der Archegonien und der Paraphysen. Dieser Rasen blieb in der Folge gänzlich steril, bei vegetativer Vermehrung aber habituell konstant.

c) Eine monströse männliche Form, die ebenfalls starke Störungen in Stengel-, Blatt- und Antheridienausbildung erkennen läßt. Der einzelne Sproß läßt eine deutliche Annäherung an den normalen männlichen Habitus erkennen.

6. Experimentelle Befruchtungen führen bei Splachnum sphaericum relativ leicht zu positiven Ergebnissen. Durch Überrieselung gemischtgeschlechtlicher Rasen oder durch Übertragung von Tropfen spermatozoidenhaltigen Wassers auf die Archegonienstände rein weiblicher Rasen kann die Befruchtung ermöglicht werden: Auf diese Weise sind durch Befruchtung:

a) haploider weiblicher Sprosse mit Spermatozoiden haploider männlicher Sprosse diploide Sporophyten;

b) diploider weiblicher mit Spermatozoiden haploider männlicher Sprosse oder sicherer haploider weiblicher mit Spermatozoiden diploider männlicher Sprosse triploide Sporophyten, und

c) diploider weiblicher Sprosse mit Spermatozoiden diploider männlicher Sprosse tetraploide Sporophyten erzeugt worden.

7. Theoretische Überlegungen machen es wahrscheinlich, daß aus den Sporen tri- und tetraploider Sporogonien weitere heteroploide Formen hervorgehen werden, die sich auch hinsichtlich der Geschlechtsdifferenzierung verschiedenartig verhalten werden.

8. Die tetraploiden Sporogonien sind, wenn auch in erheblich geringerem Grade als die diploiden, regenerationsfähig. Die durch Regeneration gebildeten Tetraplonten zeigen überraschenderweise einen ganz normalen Bau. Die Geschlechtsverhältnisse dieser Regenerate konnten bis jetzt noch nicht sicher festgestellt werden. Die Antheridien sind normal ausgebildet und enthalten einen Gallertkörper, der im Wasser normal sich auflöst und Spermatozoiden entläßt.

Nachwort.

Die experimentellen Untersuchungen zur vorliegenden Arbeit wurden im Herbst 1920 ~~begonnen~~ abgebrochen und konnten von mir, wie schon Herr Prof.

Ernst in seinem Vortrag über „Chromosomenzahl und Rassenbildung“ vom 30. Januar 1922 andeutete (s. Vierteljahrsschrift Naturf. Gesellsch. Zürich LXVII 1922), noch nicht wieder aufgenommen werden. Aus dem gleichen Grunde wurden auch Redaktion und Drucklegung der Arbeit stark verzögert. Die neueste Literatur ist nicht mehr berücksichtigt.

Literaturverzeichnis.

Allen, C. E., The basis of sex inheritance in Sphaerocarpus. Proceedings of the american philosoph. Society, Vol. LVIII, Heft 5, 1919.

Blakeslee, A. F., Differentiation of sex in thallus gametophyt and sporophyt. Botanic. Gaz. XVII, 1906.

Collins, E. J., Sex segregation in the Bryophyta. Journal of Genetics VIII, 1918.

Correns, C., Über Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. Jena 1899.

Ders., Die geschlechtliche Tendenz der Keimzellen gemischtgeschlechtlicher Pflanzen. Zeitschrift für Botanik, 12. Jahrgang, Heft 2, 1920.

Ernst, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918.

Gurlitt, Ludwiga, Über den Einfluß der Konzentration der Nährlösung auf einige Pflanzen. Beihefte zum biol. Centralblatt, Bd. XXXV, Abt. I, Heft 2.

Klebs, G., Über den Einfluß des Lichtes auf die Fortpflanzung der Gewächse. Biol. Centralblatt, Bd. XIII, 1893.

Ders., Zur Entwicklungsphysiologie der Farnprothallien. Sitzgs.-Bericht d. Heidelberger Akad. d. Wissensch. Math.-nat. Klasse, Abt. B, Biolog. Wissensch. 1916.

Limpricht, Die „Laubmoose“ in Rabenhorsts Kryptogamenflora. 2. Aufl., 1895.

Lindberg, S. O., Sur la morphologie des mousses. Revue bryol. 1886.

Marchal, El. und Em., Recherches experimentelles sur la sexualité des spores chez les mousses dioiques. Mém. Acad. Royale de Belgique, Classe des Sciences, 1904/06.

Dies., Aposporie et sexualité chez lez mousses. Bulletin de la classe des sciences de l'Académie Royale de Belgique 1907.

Dies., Aposporie et sexualité chez les mousses. Bulletin de la classe des sciences, Acad. Roy. de Belgique 1909.

Dies., Aposporie et sexualité chez les mousses. Bulletin classe scienc., Acad. Roy. de Belgique 1911.

Dies., Recherches cytologiques sur le genre Amblystegium. Bull. de la société de Botanique de Belgique 1912.

Philibert, H., L'hybridation dans les Mousses. Annales d. Sciences nat. Botanique 1873.

Pringsheim, N., Über Sprossung der Moosfrüchte. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik XI, 1878.

Schellenberg, G., Über die Verteilung der Geschlechtsorgane bei den Bryophyten. Beihefte z. Bot. Centralblatt, Bd. XXXVII, Abt. I, 1919.

Servettaz, C., Développement et nutrition des mousses en milieux steriles. Annales des sciences nat. q. série 1912.

Stahl, E., Über künstlich hervorgerufene Protonemabildung an den Sporogonien der Laubmoose. Bot. Zeitg. XXXIV, 1876.

Timm, Rud., Über Flaschenmoose, die Blumen unter den Moosen. Verh. nat.-wissensch. Vereins Hamburg, 3. Folge 1915.

Westerdjik, Johanna, Zur Regeneration der Laubmoose. Dissert. Zürich 1908.

Winkler, H., Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Zeitschrift für Botanik, Bd. VIII, 1916.

Zur Apogamie von Calycanthus.

Von P. N. Schürhoff.

Mit Tafel I.

Über Calycanthus berichtete zuerst Jönsson[1]). Er gibt an, daß das ganze Nuzellusgewebe unter der Epidermis aus fertilen Zellen bestehe, aus welchen sich dann gleich eine Menge Archesporzellen entwickelten, von denen jede ein oder zwei Schichtzellen abgebe. Von den Embryosackmutterzellen gehe ein Teil zugrunde, indem er in vegetative Teilungen eintrete. Einige der mittleren Embryosackmutterzellen entwickelten sich weiter, bildeten drei Tochterzellen, von denen sich gewöhnlich die unterste zum Embryosack ausbilde.

Später berichtete Longo[2]) ebenfalls über die Anlage eines vielzelligen Archespors und zog Vergleiche zwischen Calycanthus und den Rosaceen.

Endlich liegt eine Arbeit vor von Peter[3]). Das wichtigste Ergebnis dieser Arbeit ist die Feststellung, daß bei den Calycanthaceen keine Befruchtung erfolgt, sondern die Embryobildung auf apogamen Wege eintritt. Peter kommt ferner zu einigen Ergebnissen, die von unseren bisherigen Erfahrungen so sehr abweichen, daß eine Nachuntersuchung mir angezeigt erschien.

Nach Peter findet bei der Teilung der Embryosackmutterzellen eine Reduktionsteilung statt, so daß alle Kerne des Embryosacks haploid seien. Die beiden Polkerne vereinigen sich nicht zum sekundären Embryosackkern, sondern der eine von ihnen degeneriert, während der andere das Endosperm bildet. Das Endosperm hätte also bei Calycanthus haploidchromosomige Kerne! Eine derartige Beobachtung ist bisher bei anderen Pflanzen noch nicht gemacht worden und erscheint deswegen sehr zweifelhaft, weil wir hier den ersten Fall hätten, in dem, abgesehen von den Antipoden, ein Kern der haploiden Generation eine selbständige Entwicklungsmöglichkeit besäße, während wir z. B. von der Eizelle wissen, daß diese nur nach

ausgebliebener Reduktionsteilung zu selbständiger Entwicklung schreiten kann.

Ferner gibt Peter an, der Embryo entwickele sich aus Nuzellarsprossungen, die jedoch nur dann zur Entwicklung kämen, wenn vorher ein Endosperm gebildet sei. Eigentümlich erscheint vor allem, daß eine große Anzahl von Nuzellarsprossungen gebildet wird, aber nur ein einziger Embryo entsteht. Der Embryo selbst ist von Anfang an kugelförmig und nichts läßt seine Entstehung aus dem Nuzellusgewebe mehr erkennen, während bei den bisher bekannten Fällen von Nuzellarembryonie, bei denen die Embryonen in unmittelbarer Nähe des Embryosackscheitels entstehen, sich zunächst unregelmäßige Zellwucherungen bilden, an deren Oberfläche erst die eigentlichen Embryonen entstehen, wie dies auch Peter als Gegensatz zu Calycanthus ausdrücklich hervorhebt.

Bevor ich zu den eigenen Beobachtungen übergehe, möchte ich noch einige Worte über die Technik anfügen. Die Schnitte durch die Pollensäcke wurden 5 μ dick geschnitten, die Schnitte durch die Samenanlagen 7,5—10 μ. Gefärbt wurde mit Safranin-Wasserblau und zwar 24—48 Stunden in 1 %igem Safranin, dann in Wasser abgespült und 5—10 Minuten in einer 0,2 %igen Lösung von Wasserblau nachgefärbt. Differenziert wurde mit einer Mischung aus gleichen Teilen Alkohol-Phenol-Benzol. Nach der Differenzierung wurde mit Benzol abgespült und in Balsam eingeschlossen. Zum besonderen Studium der Kernteilungen wurde Eisenhämatoxylin benutzt und zwar die bekannten Lösungen, doch wurde nur ½ Stunde gebeizt und ½ Stunde gefärbt, darauf etwa 1—2 Minuten differenziert. Durch diese kurze Färbung wurde eine ganz elektive Kernfärbung erzielt, während sich bei 12 bis 24stündiger Einwirkung der Beize und Hämatoxylinlösung das Plasma so stark anfärbt, daß die Farbe nur zum Teil wieder fortzubringen ist und die Kernbestandteile sich weniger scharf hervorheben.

Besondere Vorteile bot endlich das stereoskopische Sehen mit dem Zeissschen Binokulartubus „Bitumi", vor allem ließen die Chromosomen sich hiermit bedeutend besser zählen.

Meine Untersuchungen wurden angestellt an Calycanthus fertilis Walt., C. occidentalis und C. floridus, das Material entstammte dem Berliner botanischen Garten. Sämtliche Arten verhielten sich in der Entwicklung des Embryosackes gleich. Es findet sich ein vielzelliges Archespor in jeder Samenanlage. Die Archesporzellen werden ohne Abgabe von Schichtzellen zu Embryosackmutterzellen. Das Dermatogen bildet durch mehrfache Teilungen eine mehrere Zellen starke

Schicht, die später erhalten bleibt und als Nuzelluskappe dem mikropylar gelegenen Embryosack aufsitzt.

Das Synapsisstadium der Embryosackmutterzellen fällt meistens mit dem Stadium zusammen, in welchem die Pollenkörner noch einkernig sind. Tetradenteilungen der Embryosackmutterzelle finden statt, nachdem die Pollenkörner bereits zweikernig geworden sind.

Von den in jedem Fruchtknoten enthaltenen zwei Samenanlagen kommt stets nur die untere zur Entwicklung, während die obere nach dem Synapsisstadium zum Teil bereits ihre Ausbildung einstellt, doch finden sich auch noch die Tetrodenteilungen vor. Im allgemeinen entwickelt sich, wie dies Peter beschrieben hat, zuerst ein chalazaler Embryosack, während später ein mikropylarer zur Entwicklung gelangt und nur in diesem Embryo- und Endospermbildung erfolgt.

C. fertilis. Diese Art zeigt im Berliner bot. Garten reichliche Frucht- und Samenentwicklung und schien daher in erster Linie für eine Nachuntersuchung geeignet. Bei der Pollenentwicklung wurde als Haploidzahl die Zahl 12 festgestellt. Nun wurde zuerst auf Teilungen im Endosperm gefahndet, die sich zahlreich fanden und stets die diploide Chromosomenzahl ergaben. Damit war eine Angabe von Peter hinfällig geworden, denn er berichtet nur über die erste Teilung des einen Polkerns von C. occidentalis und gibt an, daß hier die Fig. 9 die beginnende Anaphase zeige, bei der 10 Chromosomen nach oben und 10 nach unten wanderten. Ich kann mir diese Angabe nur so erklären, daß noch keine Spaltung der Chromosomen eingesetzt hatte, so daß tatsächlich 20 Chromosomen sichtbar waren. Ich muß noch bemerken, daß ich die Diploidzahl 24 im Endosperm von C. fertilis über zwanzigmal festgestellt habe und zwar in den verschiedensten Teilungsstadien. Jedenfalls ist das Stadium des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen zur Zählung am ungeeignetsten. Daß übrigens Fehler in der Zählung der Chromosomen selbst bei den größten Forschern zu den nicht seltenen Erscheinungen gehören, ist bekannt.

Nachdem ich nun festgestellt hatte, daß die Kerne des Endosperms die diploide Chromosomenzahl führten, kam es darauf an, nachzuprüfen, ob tatsächlich das Endosperm nur von einem Polkern ausging oder von dem Verschmelzungsprodukt der beiden Polkerne. Ich konnte hier die interessante Beobachtung von Peter, daß der untere Polkern allein das Endosperm liefert, bestätigen. Auf die Bedeutung bzw. Zweckmäßigkeit dieses Vorgangs werde ich noch zurückkommen.

Hieraus ergibt sich aber, daß die Kerne des Embryosackes, in denen Endosperm gebildet wurde, diploid waren. Daraus folgt

wiederum, daß in diesen Fällen keine Reduktionsteilung stattgefunden haben konnte.

Ich ging nunmehr zur Untersuchung des Embryo über. Zuerst stellte ich fest, daß der Embryo die diploide Chromosomenzahl führte, was ja auch nicht anders zu erwarten war. Dagegen konnte ich mich nicht von der Entstehung des Embryo durch Nuzellarsprossung überzeugen, sondern fand, daß in solchen Embryosäcken, die überhaupt zur Weiterentwicklung gelangt waren, zwar kein normaler Eiapparat entwickelt wurde, daß aber regelmäßig eine Eizelle meistens noch 1—2 weitere Kerne im mikropylaren Scheitel des Embryosackes lagen (Fig. 16, 17, 18). Das Plasma dieser Zellen war durch die Fixierung von der Embryosackwand losgelöst und ließ deutlich erkennen, daß diese Zellen aus dem Embryosack und nicht aus dem Nuzellus stammten. Die Nuzelluszellen zeigen eine reihenförmige Anordnung und sind viel schmaler als die Ansatzstelle des jungen Embryo (Fig. 18, 19). Am oberen Rande des Embryosackes liegen aber eine Anzahl degenerierter Kerne, die aus dem durch den Embryosack verdrängten Nucellusgewebe stammen (Fig. 18). Da man meistens im Schnitt an dem Embryosackscheitel eine Schicht von Nuzelluszellen sieht, die tatsächlich unter dem Embryosack liegen (was das Binokularmikroskop vortrefflich zeigt), so kann dies leicht zu der Annahme verleiten, es handele sich hier um Nuzellarsprossnngen in den Embryosack hinein. Daß hiervon jedoch keine Rede sein kann, erkennt man, wenn man genau auf den Embryosackscheitel einstellt. Tatsächlich entwickelt sich denn auch der Embryo aus einem am Embryosackscheitel gelegenen Kern des Embryosackes, wodurch sich erklärt, daß Embryonen stets nur in Einzahl auftreten. Daß die Embryonen häufig etwas seitlich vom Embryosackscheitel liegen, ist bei apogamen Pflanzen keine Seltenheit, wie dies vor allem Strasburger[4]) bei Elatostema acuminatum beschreibt.

Da ich bereits festgestellt hatte, daß die einzelnen Kerne des Embryosackes die diploide Chromosomenzahl aufweisen, so stimmt das Verhalten von Calycanthus mit allen anderen uns bekannten Fällen überein, wo Diploidzahl des Embryosackes stets mit Ooapogamie verbunden ist.

Es bleibt jetzt noch die Frage übrig: Wann schlägt die durch die Synapsis begonnene allotypische Teilungsform in den typischen Teilungsvorgang zurück, so daß also die Reduktion der Chromosomenzahl nicht durchgeführt wird? Die Reduktionsteilung wird eingeleitet durch ein typisches Synapsis und Diakinesestadium, dann erfolgt Spindelbildung und die Gemini wandern zur Äquatorialplatte. Hier tritt nun der Um-

schwung ein: Die Doppelstäbchen trennen sich wieder, bevor sie die Äquatorialplatte erreicht haben und zwar findet die Trennung in der Weise statt, daß die Doppelstäbchen zuerst an einem Ende auseinanderweichen, wodurch ein V-förmiges Bild entsteht. Die Trennung schreitet weiter fort, wobei sich die Verbindungsstelle verdünnt, so daß schließlich Bilder entstehen, die eine Querteilung vortäuschen und Ähnlichkeit mit den Kegeln eines Kegelspiels haben (Fig. 21). Endlich trennen sich die Chromosomenpaare völlig und, während die Chromosomen sich nun in die Äquatorialplatte einordnen, wird bereits die Längsspaltung der einzelnen Chromosomen deutlich (Fig. 21). Bei der Teilung werden dann nach jedem Pol 24 Chromosomen befördert und auf diese Weise die in der Synapsis und Diakinese begonnene Reduktion rückgängig gemacht, indem also der heterotypische und der homöotypische Teilungsschritt in eine einzige Teilung verlegt wird.

Wir finden hier den gleichen Vorgang, wie ihn Strasburger[5]) bei der Verdopplung der Chromosomenzahl in den unteren Kernen im Embryosack von Lilium Martagon nachgewiesen hat. Dort wird die Vermehrung durch Trennung der Chromosomenpaarlinge vor Anlage der homöotypischen Kernplatte und durch deren Längsspaltung bedingt, während bei Calycanthus sich diese Vorgänge bereits bei der heterotypischen Teilung abspielen. Wenn die beschriebenen Vorgänge bei Lilium Martagon und anderen Liliaceen bis auf die heterotypische Teilung zurückgreifen würden, so fände sicher bei ihnen Apogamie statt. Vielleicht befindet sich Lilium usw. auf dem Wege zur Apogamie? Tatsächlich weist die Samenbildung von Lilium Martagon bei uns in Deutschland schon viele Störungen auf, wie auch Strasburger hervorhebt: „Die Lilium Martagon-Pflanzen unseres (Bonner) Gartens fruchten verschieden reich je nach den einzelnen Jahren. Als Mottier 1897 seine Studien an ihnen anstellte und sie untereinander bestäubte, wuchsen ihre Pollenschläuche bis in die Embryosäcke hinein, doch kam es in den Eiern nicht zur vollständigen Vereinigung des Spermakerns mit dem Eikern. Die Prüfung mehrerer reifer Fruchtkapseln ergab dann weiterhin eine unvollkommene Ausbildung der Samen. Mottier sucht das in Verbindung zu bringen mit den Antagonismus, der vielfach bei Monokotylen zwischen Samen- und Zwiebelbildung besteht und im besonderen für Lilium candidum schon bekannt war". Bekanntlich zeigen die Synergiden von Tulipa schon erhebliche Degeneration[6]).

Die Endospermbildung erfolgt bei Calycanthus nach dem zellulären Typus. Zur Endospermbildung findet nur der untere Polkern

Verwendung, (Fig. 18). Die erste Teilung teilt den Embryosack in eine mikropylare und eine chalazale Hälfte (Fig. 19.).

Zuerst erscheint die Degeneration des einen Polkerns befremdlich; sie wird aber verständlich, wenn wir uns an das Verhalten von Antennaria (Juel[7]) erinnern. Bei der befruchtungsbedürftigen Ant. dioica entsteht der sekundäre Embryosackkern durch Verschmelzung der beiden haploiden Polkerne. Die Endospermbildung erfolgt nach dem zellulären Typus. Juel sagt allerdings: „Der Zentralkern hat eben eine Teilung ausgeführt und eine Zellplatte gebildet, welche indessen keine Zellwand erzeugen wird". Doch fügt Dahlgren[8]) diesem Zitat hinzu: „Wahrscheinlich ist doch wohl auch hier das Endosperm von Anfang an zellulär. Tatsächlich ist auch mir bisher niemals ein Phragmoplast im Endosperm bekannt geworden, bei dem die Zellplatte schon soweit ausgebildet war und nachher doch ein nukleäres Endosperm gebildet wäre. Bei Eupatorium glandulosum liegen die Verhältnisse übrigens nach Holmgren (1919) gleich. Wird ein sekundärer Embryosackkern gebildet, so folgt seiner ersten Teilung stets Wandbildung. Verschmelzen die Polkerne hingegen nicht, so teilen sie sich jeder für sich und dem zellulären Endosperm schreitet ein nukleäres Stadium voran".

Bei der apogamen Ant. alpina verschmelzen die diploiden Polkerne nicht. Der höchste Grad von Vereinigung, welcher zustande kommt, besteht darin, daß die Kerne wie verwachsen erscheinen. Aber auch hier liegt keine Verschmelzung vor, denn zwischen den beiden Kernen ist eine deutliche Grenzlinie zu sehen, weil die Kernwand zwischen ihnen erhalten ist. Bei A. alpina wird also nie ein Zentralkern gebildet (Juel 1900). Genau ebenso liegen die Verhältnisse bei Calycanthus. Wir müssen annehmen, daß die höhere Chromosomenzahl eine Verschmelzung der Polkerne in diesen Fällen verhindert, obwohl andererseits auch Fälle bekannt sind, in denen ein tetraploider Zentralkern gebildet wird (z. B. Alchemilla [9]).

Nun kommt aber eine neue Schwierigkeit. Während der Zentralkern von A. dioica sofort ein zelluläres Endosperm bildet, sind bei Ant. alpina bereits zwei Kerne im Endosperm vorhanden. Aus der Arbeit von Juel ist nicht ersichtlich, wie und wann das Endosperm seine Zellwände abgrengt. Aus der Abbildung ergibt sich nur, daß die Kernteilung in den beiden diploiden Polkernen eher stattfindet als eine Zellwandbildung. Bei Calycanthus degeneriert der eine Polkern, so daß auf diese Weise die Endospermanlage einkernig wird und durch die nachfolgenden Teilungen, an die sich jedesmal die Zellteilungen unmittelbar anschließen, ein zelluläres Endosperm gebildet wird.

Die Degeneration des einen diploiden Polkerns dürfte demnach als ein Mittel angesehen werden, um von Anfang an die Bildung des phylogenetisch festgelegten zellulären Endosperms durchzuführen. Bei der Endospermbildung dürfte die Frage angezeigt erscheinen, ob der nukleäre oder zelluläre Typus der ältere ist. Wir wissen, daß bei solchen Pflanzen, die ein kleines Endosperm besitzen, ein zelluläres Endosperm gebildet wird. Solche mit größerem Endosperm weisen fast durchgehend nukleäre Endospermbildung auf. Nun finden wir bei den Ranales alle Übergänge vom zellulären zum nukleären Typus. So findet z. B. bei den Magnoliaceae bereits eine Differenzierung in der Weise statt, daß von den zuerst gebildeten zwei Tochterzellen die mikropylare sich schneller mit Gewebe ausfüllt. Bei den Ceratophyllaceae entwickelt sich die chalazale Zelle zunächst überhaupt nicht weiter, während die mikropylare sich teilt und von diesen Tochterzellen sich wieder nur die mikropylare weiterteilt. Bei den Nymphaeaceen finden wir verschiedene Angaben. Dort dürfte die Endospermbildung stets nach dem Helobiaetypus erfolgen. Es wird also eine Basalzelle abgegeben, während die mikropylare Zelle durch freie Kernteilung das Endosperm bildet. Aus diesem Typus leitet sich dann das rein nukleäre Endosperm ab, so daß wir das zelluläre Endosperm als den primitiven Typus auffassen müssen.

Die Pollenentwicklung. Die Untersuchung der Pollenentwicklung von Calycanthus dürfte wegen der im vorhergehenden nachgewiesenen Ooapogamie erwünscht sein, da Ernst[10]) die Apogamie auf Bastadierung zurückführt und andererseits für Bastardpollenkörner bestimmte Degenerationen angegeben werden. Bestäubungsversuche von Peter waren ohne Erfolg und die anatomische Untersuchung ergab, daß nirgends ein Pollenkorn auf der Narbe gekeimt war. Über die Entwicklung des Pollens schreibt Peter, daß die Tetradenteilung noch normal zu verlaufen scheint, doch konnte sie nicht näher untersucht werden. Die Pollenkörner scheinen gut ausgebildet, doch kam es nie zur Keimung des primären Pollenkorns. Diese Beobachtungen beziehen sich auf C. floridus und occidentalis.

Über die allotypischen Teilungen der Pollenmutterzellen von C. floridus berichtet Overton (1905, 1909). Aus seiner Abbildung 19 (1909) kann man schließen, daß der Reduktionsteilung keine Zellwandbildung folgt. Dies Verhalten verdient ebenfalls eine Untersuchug, da die nächsten Verwandten von Calycanthus z. B. die Magnoliaceen sowie die Lauraceen nach der Reduktionsteilung eine Zellwand anlegen, wie wir die sonst fast allgemein nur bei den Monokotyledonen finden.

Calycanthus fertilis. Da es nicht der Zweck der Untersuchung ist, einen Beitrag zur Kenntnis der allotypischen Teilungen zu bringen, seien nur die für Calycanthus wichtigen zytologischen Ergebnisse mitgeteilt. Die haploide Chromosomenzahl ist zwölf, wie sich aus dem Stadium der Diakinese mit Sicherheit ermitteln ließ, (Abb. 1). Es wurden etwa fünfzig Zählungen vorgenommen, von denen reichlich die Hälfte zwölf Gemini zeigte, während bei der anderen Hälfte sich nicht alle Gemini im Schnitt befanden (10 μ dicke Schnitte). Mehr als zwölf Gemini wurden nicht gezählt. Nach Overton sowie Peter besitzt C. floridus ebenfalls 12 Chromosomen, während Peter für C. occidentalis 10 Chromosomen als Haploidzahl angibt.

Nach der heterotypischen Teilung wird keine Zellplatte angelegt, sondern die Zellwandbildung erfolgt simultan nach der homöotypischen Teilung genau nach dem normalen Dikotyledonentypus, (Fig. 2 und 3). Dadurch unterscheiden sich die Calycanthaceen wesentlich von den Magnoliaceen (Magnolia, Liriodendron) und den Lauraceen (Cinnamomum).

Bei dieser Gelegenheit möge auf die Frage eingegangen werden, ob die simultane oder die sukzedane Teilung der Pollenmutterzelle den primitiveren Typus darstellt. Bei den Gymnospermen bilden die Zycadales ihre Pollentetraden nach dem sukzedanen Typus, während die Coniferales simultane Teilung aufweisen. Hieraus dürfte bereits zu ersehen sein, daß der sukzedane Typus der ältere ist. Bei den Ranales finden wir bei jenen Gruppen, die die nächsten Beziehungen zu den Monokotylen zeigen, den sukzedanen Typus z. B. bei Ceratophyllum, Magnolia, während bei den Ranunculaceen, allerdings auch bei den Nymphaeaceen, simultane Tetradenteilung erfolgt. Bei den Monokotylen zeigen wieder die Orchidaceen simultane Tetradenbildung, was ebenfalls für eine Neuerwerbung und nicht für Beibehaltung eines primitiven Typus spricht.

Die einkernigen Pollenkörner von C. fertilis sehen zum allergrößten Teil normal aus, doch finden sich gelegentlich Unregelmäßigkeiten, die auf eine mangelhafte Tetradenbildung zurückzuführen sind, vor allem findet man Doppelpollen mit zwei Kernen. Auch Dreifachpollen, die aus drei ursprünglichen Tetradenzellen bestehen, finden sich vor. Derartige Verbildungen sind sowohl an ihrer Größe, als an ihren Einschnürungen zu erkennen. Gelegentlich finden sich sogar Pollenkörner mit vier Kernen, bei denen also die sämtlichen vier Kerne, die aus dem Pollenmutterzellkern entstanden sind, in einem einzigen Pollenkorn eingeschlossen bleiben (Fig. 5, 6, 7, 8, 10).

Es sei hier darauf hingewiesen, daß ganz gleiche Erscheinungen schon von Wichura im Jahre 1865 bei Weidenbastarden gemacht sind. So berichtet Tischler[13]) über dessen Beobachtungen: „Bei Salix cinerea incana bleiben die Archesporzellen auch nach der Tetradenteilung aneinander hängen, während bei einer Menge anderer Hybriden sich unregelmäßige Teilungen der Pollenmutterzellen finden, so statt der Vier- bisweilen eine bloße Zweiteilung, wodurch statt vier Pollenkörnern nur zwei entstehen, die aber größer sind als die normalen. In anderen Fällen ist die Vierteilung zwar vorhanden, aber ungleichmäßig, wobei in der Regel ein größeres und drei kleinere Fächer mit entsprechend großen Pollenkörnern zum Vorschein kommen. Eine fernere Unregelmäßigkeit liegt darin, daß die Scheidewände der Pollenmutterzellen so unvollkommen sind, daß die Pollenkörner der verschiedenen Fächer einer Mutterzelle miteinander verwachsen".

Sobald nun die Pollenkörner die Teilung des primären Pollenkerns vornehmen, treten in sehr vielen Körnern Unregelmäßigkeiten und degenerative Veränderungen auf, so daß sehr viele Pollenkörner keinen normalen Inhalt zeigen, obwohl sie in ihrem Äußeren diese Veränderungen nicht erkennen lassen.

Zuerst sei hervorgehoben, daß in vielen Fällen die Teilung des primären Pollenkerns noch normal zu verlaufen scheint. Die Spindel liegt der einen Zellwand an, d. h. sie ist an der Hautschicht des Protoplasten befestigt und eine kleine uhrglasförmige generative Zelle wird abgegeben. In vielen Fällen treten aber Unregelmäßigkeiten dieser Teilung auf. Vor allem wird dann die Teilung des Pollenkerns in der Mitte und nicht an einer Seite vorgenommen, wodurch zwei gleichgroße Zellen entstehen (Fig. 11, 12). Natürlich kommt es dann nicht zur Einwanderung der generativen Zelle in die vegetative, sondern der protoplasmatische Inhalt des Pollenkorns bleibt in zwei Hälften geteilt. Aus diesen zytologischen Befunden erklärt sich das Ausbleiben der Pollenkeimung. Denn das wesentliche der Pollenkeimung besteht darin, daß das Prothallium (vegetativer Protoplast) die Antheridialzelle ernährt und befördert. Dadurch aber, daß die generative Zelle nicht in die vegetative hineinwächst, fehlen die Vorbedingungen hierzu.

Eigenartiger Weise findet die Teilung des primären Pollenkerns nicht in solchen Fällen statt, wo das Prothallium aus einem Doppelpollen besteht und infolgedessen zweikernig ist (Fig. 5, 6, 7). Da die beiden Kerne eines solchen Doppelpollens denselben Verhältnissen in ihrem gemeinsamen Protoplasten unterliegen, so müßten im Einklang mit unseren bisherigen Erfahrungen an vielkernigen Zellen sämtliche

im gleichen Protoplasten liegenden Kerne gleichzeitig in Teilung treten, wie wir es z. B. von vielkernigen Riesenzellen bei Gallen, den haploiden Kernen des Embryosackes und den vielkernigen Tapetenzellen wissen. Es ließ sich aber bei C. fertilis niemals ein Stadium finden, in welchem ein zwei- oder mehrkerniger Protoplast des Pollenkorns zur Abgabe einer oder mehrerer generativer Zellen geschritten wäre. Hingegen fand sich gelegentlich, daß ein Doppelpollenkorn, das sowohl an seiner Größe, als auch an der Einschnürung unzweideutig als Doppelpollen zu erkennen war, nur einen einzigen Kern enthielt, und daß dieser einkernige Protoplast eine generative Zelle abgegeben hatte (Fig. 9). Dieser Fall dürfte in der Weise zu erklären sein, daß die beiden ursprünglichen Kerne zu einer Kernverschmelzung geschritten waren und die nunmehr einkernige Zelle nicht mehr die Widerstände zu überwinden hatte, die ihrem zweikernigen Zustande sich entgegengestellt hatten. Daß in mehrkernigen Zellen häufig Kernverschmelzungen auftraten, ist eine der bekanntesten zytologischen Erscheinungen. Daß tatsächlich nicht andere Gründe gegen die Teilung des primären Kerns im Doppelpollenkorn vorliegen, sehen wir aus den allerdings selteneren Fällen, wo der Protoplast des Doppelpollens in zwei einkernige Protoplasten zerfallen ist. In solchen Fällen teilt sich z. B. der größere einkernige Protoplast und gibt eine generative Zelle ab (Fig. 13). Auch aus Fig. 8 ist zu ersehen, daß das einkernige Pollenkorn eine generative Zelle abgegeben hat, während das Doppelpollenkorn dies nicht tut, sondern die beiden ursprünglichen Zellkerne im Zustande der Verschmelzung zeigt.

Mit den reifen Pollen wurden Keimungsversuche angestellt und zwar sowohl in Zuckerlösungen verschiedener Konzentration als auch in Wasser, dem einige Narben zugesetzt waren. In keinem Falle ließ sich eine Keimung des Pollenschlauches beobachten. Ebenso sei hinzugefügt, wurden bei Schnitten durch die Narben niemals keimende Pollen gefunden. Wir müssen daher die Pollen von Calycanthus als teril ansehen.

Calycanthus occidentalis und Calycanthus floridus. Ferner gelangte Calycanthus occidentalis und floridus zur Untersuchung. Die Entwicklung der Samenanlagen erfolgt in genau gleicher Weise wie bei Calycanthus fertilis. Auch hier zeigte sich, daß nur in einem Teil der Blüten Embryosäcke zur Entwicklung gelangen. In diesem Falle werden aber in jeder Samenanlage gleich eine größere Anzahl Embryosäcke zur Weiterentwicklung gebracht; solche Samenanlagen unterscheiden sich von unfruchtbaren dadurch, daß ihre Nuzelluskappe nicht mit Stärke gefüllt ist.

Die Pollenentwicklung zeigt bei beiden Arten die gleiche Störung wie bei Calycanthus fertilis, doch sind diese Degenerationserscheinungen bei weitem ausgeprägter, am meisten bei Calycanthus floridus, wo kaum ein reifes Pollenkorn normal erscheint. Es fanden sich infolgedessen die Degenerationserscheinungen in dem betreffenden Stadium in großer Anzahl vor, so daß z. B. alle Verschmelzungsstadien der Kerne in Doppelpollen zu beobachten waren.

Hervorzuheben ist noch, daß die haploide Chromosomenzahl auch bei diesen beiden Arten nach meinen Feststellungen zwölf beträgt. Peter gibt für Calycanthus occidentalis zehn an, da er jedoch nicht die Pollenentwicklung untersuchte, standen ihm wohl nicht genügend Stadien zur Verfügung.

Als Ergebnis der vorliegenden Arbeit ist demnach anzugeben:

1. Bei der Makrosporenbildung der Calycanthusarten findet keine Chromosomenreduktion statt.
2. Die Reduktionsteilung der Makrospore wird durch Synapsis und Diakinese eingeleitet, in der Äquatorialplatte trennen sich jedoch die einzelnen Gemini, jedes erfährt eine Längsspaltung und die Tochterkerne erhalten auf diese Weise die Diploidzahl.
3. Der Embryo entsteht durch Ooapogamie.
4. Das Endosperm enthält diploide Kerne und entwickelt sich aus dem unteren Polkern.
5. Es wird von Anfang an ein zelluläres Endosperm gebildet.
6. Die Haploidzahl von C. fertilis, floridus und occidentalis ist zwölf.
7. Bei der Pollenentwicklung entstehen die Tetraden durch simultane Wandbildung.
8. Bei der Pollenentwicklung kommen häufige Störungen der Tetradenbildung vor.
9. Sehr viele Pollenkörner zeigen Degenerationsmerkmale, wenn sie das zweikernige Stadium erreicht haben.
10. Die Pollenkörner keimen nicht aus.
11. In den Doppel-, Dreifach- und Vierfachpollen finden vor Abgabe der generativen Zelle Kernverschmelzungen statt.

Literaturverzeichnis.

1) Jönsson, B., Om Embryosäckens utveckling hos Angiosperma. Lunds Univ. Arsskrift, Bd. XVI, 1881.

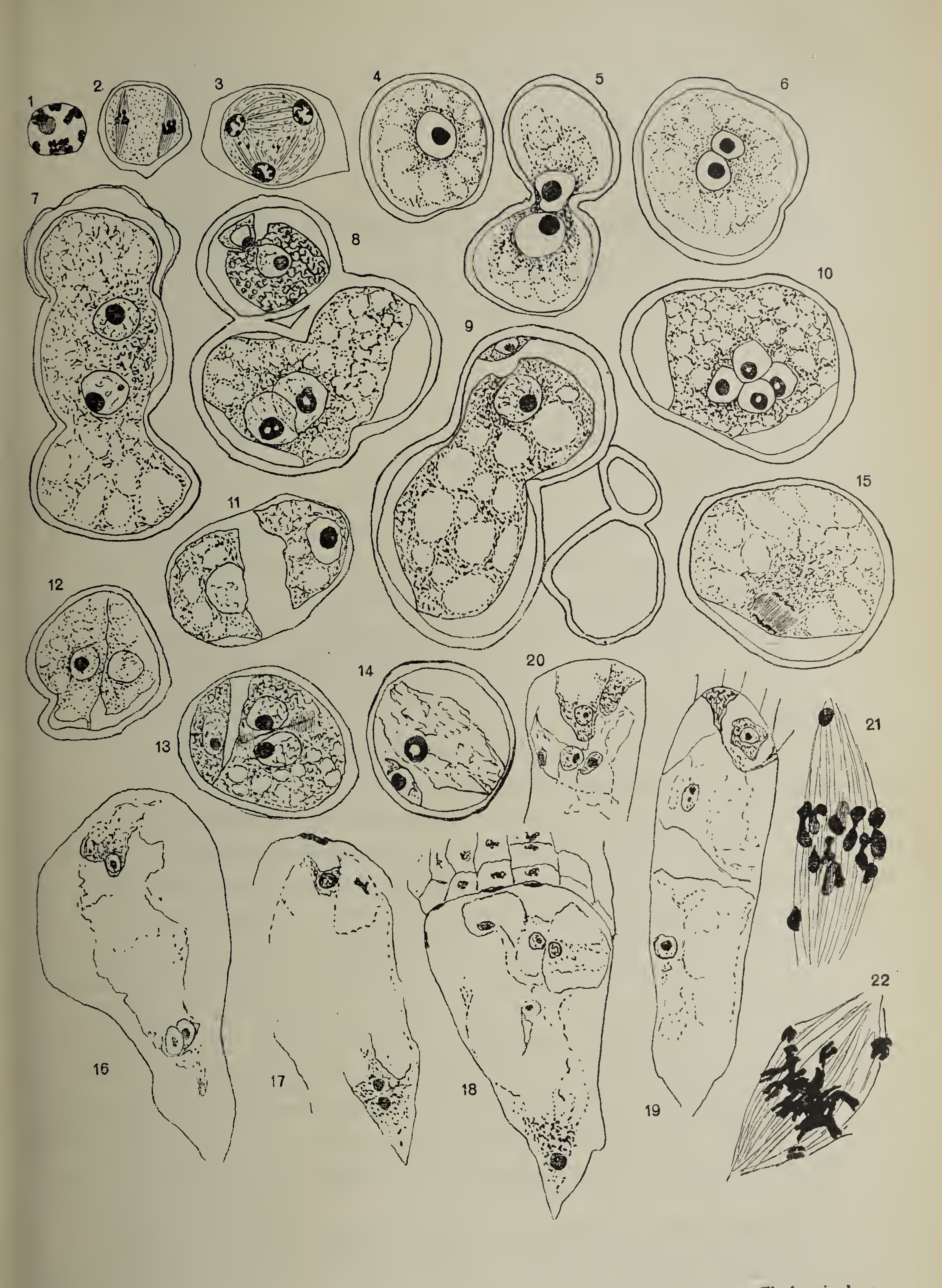
2) Longo, B., Un nuovo carattere di affinità tra le Calycanthaceae e le Rosaceae desunto dall' embriologia. Rend. d. R. Acc. dei Lincei, Bd. VII, 1898.

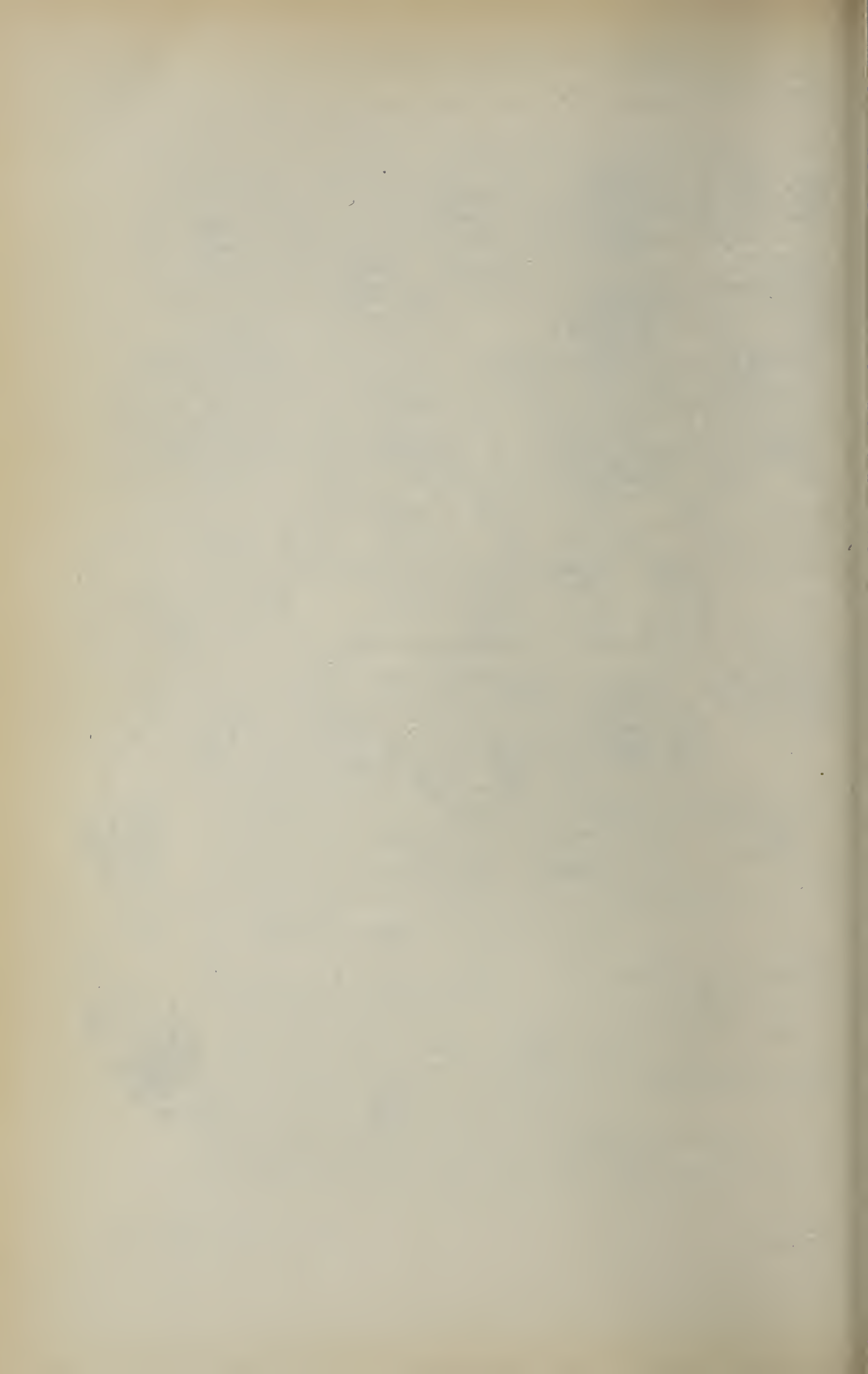
3) Peter, J., Zur Entwicklungsgeschichte einiger Calycanthaceae. Beitr. zur Biol. der Pfl., Bd. XIV, 1920.
4) Strasburger, E., Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, 1910.
5) Strasburger, E., Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLV, 1908.
6) Ernst, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung des Embryosackes und des Embryo (Polyembryonie) von Tulipa Gesneriana L, Flora Bd. LXXXVIII, 1901.
7) Juel, H. O., Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kgl. Svensk Vet. Ak. Handl., Bd. XXXIII, 1900.
8) Dahlgren, K. V. O., Zur Embryologie der Kompositen mit besonderer Berücksichtigung der Endospermbildung. Zeitschr. f. Bot., Bd. XII, 1920.
9) Murbeck, Sv., Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchemilla. Lunds Univ. Arsskrift, Bd. XXXVI, L., 1901.
10) Ernst, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreiche. Jena 1918.
11) Overton, J. B., Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Dikotylen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLII, 1905.
12) Overton, J. B., The organisation of nuclei in pollenmothercells etc. Ann. of Bot., Bd. XXIII, 1909.
13) Tischler, G., Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen. Archiv f. Zellforschung, Bd. I, 1908.

Figurenerklärung zu Tafel I.

Alle Abbildungen beziehen sich auf Cal. fertilis. Abb. 1—20 sind bei 1000facher, 21 und 22 bei 2250facher Vergrößerung gezeichnet. Bei der Wiedergabe wurden die Abb. auf $^2/_3$ verkleinert. 1—15 Pollenkorn, 16—22 Embryosack.

1. Synapsis, 12 Gemini.
2. Homöotypische Teilung, keine Zellwand vorhanden.
3. Simultane Zellwandbildung.
4. Normales einkerniges Pollenkorn.
5. Doppelpollenkorn mit erkennbarer Entstehung aus zwei Pollenmutterzellen.
6. Doppelpollen an seiner Größe und den beiden Kernen erkennbar.
7. Dreifachpollen, nur zwei Kerne im Schnitt getroffen.
8. Doppelpollen mit zwei Kernen, mit normalem Pollen verwachsen, in letzterem ist die generative Zelle bereits abgegeben.
9. Doppelpollen mit nur einem Kern, der sich bereits geteilt hat.
10. Vierfachpollen.
11. Doppelpollen mit zwei getrennten Protoplasten.
12. " " " " "
13. Wie 11, in dem einen Pollenkorn wird die generative Zelle abgegeben.
14. Reifer Pollen in Degeneration.
15. Mehrfachpollenkorn, nach Verschmelzung der Kerne in Bildung der generativen Zelle begriffen.
16. Reifer Embryosack; Eizelle und zwei Polkerne.
17. Wie 16, Reste einer Synergide, Vorbereitung zur Teilung des Polkerns.
18. Reifer Embryosack; Eizelle, zwei Synergiden, ein Polkern in Degeneration, der andere in Vorbereitung zur Teilung.
19. Zweizelliges Endosperm, Eizelle noch ungeteilt.
20. Mehrzelliges Endosperm, Eizelle in Vorbereitung zur Teilung.
21. Reduktionsteilung, die Gemini trennen sich wieder.
22. Wie 21, die einzelnen Chromosomen zeigen bereits Längsspaltung.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22



Über Reduktionserscheinungen im Bau der Antherenwand von Angiospermen-Blüten.

Von Gottfried Staedtler.

Mit Tafel II u. III.

Purkinje hat 1830 als erster sich eingehender mit dem anatomischen Aufbau der Antherenwandung befaßt (Literaturverzeichnis Nr. 1). Von ihm stammt der Name Endothecium, der sich seitdem in der Literatur eingebürgert hat, für die hypodermale Faserzellschicht, die in der Regel die Dehiszenz der reifen Mikrosporangien bewirkt, als Gegensatz zum Exothecium, der Epidermis, die im Normalfall als gewöhnliche Zellage, nicht mit den charakteristischen Membranverdickungsleisten versehen, die Anthere nach außen abschließt.

Seitdem haben sich viele Autoren — es seien etwa H. v. Mohl[2, 3]), A. Chatin[4]), H. Schinz[5]), J. Schrodt[6]), C. Steinbrinck[7, 8]), S. Schwendener[9]), J. F. Colling[10]), E. Hannig[11]), J. M. Schneider[12]), M. Schips[13]) unter anderen hervorgehoben — mit dem Problem des Antherenbaues beschäftigt, wobei die physiologische Fragestellung, ob Membranschrumpfung der Verdickungsleisten oder aber ein Kohäsionsmechanismus wie beim Farnsporangium die reife Anthere zum Aufreißen bringe, — ein Streit, der übrigens heute noch nicht entschieden ist — weitaus das Interesse für anatomisch-morphologische Einzelheiten im feineren Aufbau der Antherenwand überwog.

Dabei ist nicht einmal das Prinzip, das Goebel des öfteren für den Wandbau der Antheren als charakteristisch aufgestellt und betont hat[14, 15]), daß nämlich der Öffnungsapparat der Mikrosporangien bei Pteridophyten und Gymnospermen mit Ausnahme von Ginkgo als Exothecium ausgebildet ist, daß dagegen bei den Angiospermen die Faserschicht im Endothecium liegt, in der einschlägigen Literatur richtig zur Geltung gekommen.

Daß es bei dieser Allgemeinheit eines Prinzips nicht Ausnahmen geben sollte, wollte Goebel gar nicht in Abrede stellen. Solche hat

sein Schüler Artopoeus[16]) innerhalb des Familienkreises der Ericaceae eingehend beschrieben. Neuerdings[17]) hat Goebel weiter beobachtet, daß bei den Urticiflorae der Antherenwandbau vom normalen angiospermen Typ abweicht.

Die Anregung zu vorliegender Arbeit verdanke ich Herrn Geheimrat v. Goebel, der mich jederzeit mit Rat und Tat bei meinen Untersuchungen aufs beste unterstützte, wofür meinen herzlichsten Dank auszusprechen mir hier gestattet sei.

Innerhalb des Kreises der Urticiflorae und anderer Familien, die Engler in seinen natürlichen Pflanzenfamilien an den Anfang der Entwicklungsreihe der Angiospermen gestellt hat, tritt des öfteren die abweichende Erscheinung auf, daß der Öffnungsapparat der reifen Anthere, die Faserschicht, zu äußerst liegt, daß also das Exothecium die „aktiven" Zellen enthält.

Diese Ausbildungsweise wäre zweifellos eine Reminiszenz an die Verhältnisse bei den Gymnospermen und sicher nicht belanglos für die Frage, ob jene betreffenden Familien als primitive sich „natürlich" an die Gymnospermen angliedernde zu erklären sind.

Meine Untersuchungen gehen nun dahin, an verschiedenen Entwicklungsstadien der Antheren zu zeigen, daß das Exothecium in der reifen Anthere jener Angiospermengattungen normal als Endothecium in der Jugend angelegt wird, daß aber dann Reduktionserscheinungen in der Epidermis auftreten, die die Faserschicht scheinbar zur äußersten Zellage, zum Exothecium, gestalten.

Das Vorkommen des Exotheciums bei diesen Gattungen ist dann natürlich kein primitives Merkmal, sondern ein sekundär abgeleitetes vom normalem Typ, durch Rückbildung entstanden. Übergangsstufen in der Reduktionsreihe werden für diese Anschauung von ausschlaggebender Bedeutung sein.

Urticiflorae.

Beginnen möchte ich mit den Moraceae; denn diese allein haben einen Vertreter, bei dem der Antherenbau ein normaler ist. Das ist die Gattung Ficus.

Die Wand der reifen aufgesprungenen Anthere von Ficus acumifolia besteht aus dem Endothecium, dessen Verdickungsleisten ziemlich stark entwickelt sind. Darüber zieht sich eine kleinzellige, dünnhäutige Epidermis als geschlossene Zellage von der einen Antherenhälfte zur

anderen. Die Schicht der Tapetenzellen ist aufgelöst; diese haben ihren Inhalt als Nährstoffe an das sporogene Gewebe abgegeben.

Es muß unbedingt auffallen, daß es gerade die Gattung Ficus ist, die allein einen ganz normalen Wandbau der Mikrosporangien zeigt, wenn man bedenkt, daß die Antheren ständig im Innern des krugförmig geschlossenen Infloreszenzbodens stehen. Um so mehr sollte man hier vielleicht eine Reduktion des Antherenwandbaues erwarten, als die nächste Verwandte, die Gattung Dorstenia, deren Infloreszenzboden noch mehr oder minder eben ausgebreitet ist, ganz charakteristisch solch eine Rückbildung aufweist.

Fig. 1 stellt den Querschnitt einer Anthere von Dorstenia elata, die reif zum Aufspringen ist, dar. Über dem stark entwickelten Endothecium (*en*) vermissen wir die Epidermis, nur über dem Septum, das die beiden Pollensäcke einer Antherenhälfte trennt, zeigen sich vier kleine, ganz unbedeutende Epidermiszellen (*ep*), die in der Mitte bei der Dehiszenz auseindergerissen werden. Aber auch bei jüngeren Stadien sind die Verhältnisse die nämlichen. Die Wand besteht nur aus den Zellen des Endotheciums, die natürlich die Verdickungsleisten noch nicht besitzen — diese werden ja immer erst ziemlich kurz vor dem Aufspringen der Antheren ausgebildet. Auch hier schon setzt sich die Epidermis über jeder Theka nur aus jenen vier Zellen (*ep*) zusammen; es wird überhaupt keine richtig geschlossene Epidermis angelegt. Bekanntlich sind bei Dorstenia, wie bei den meisten Urticiflorae, die jungen Antheren eingekrümmt, d. h. das Antheren-Filament ist umgebogen, die Anthere selbst steckt hier in der Knospenlage im Blütenboden. Infolgedessen steht auf diesen Schnitten das Filament (*fil*) dem Konnektiv gegenüber.

Ganz ähnlich gestaltet ist der Antherenwandbau bei Broussonetia papyrifera. Die Faserschicht (*en*) liegt auch hier scheinbar als Exothecium zu äußerst (Fig. 2), wohl aber besteht die Restepidermis (*ep*) über den Scheidewänden aus mehr Zellen als bei Dorstenia. Auffallend ist, daß die Endotheciumzellen, die längs der Dehiszenzlinie unter der Restepidermis liegen, keine Verdickungsleisten ausbilden. Vielleicht wird dadurch eine besondere Elastizität erreicht, wenn die Antheren „explodieren". Sonderbarerweise besitzt ja Broussonetia noch eine regelrechte Faserschicht, obwohl die Antheren „explodieren", worauf Goebel nachdrücklich in seinen Entfaltungsbewegungen [17]) hingewiesen hat. Auch junge Stadien entsprechen ganz denen von Dorstenia, nur liegt zwischen den Endotheciumzellen und der Tapetenschicht noch eine Zwischenlage von Zellen, die aber ohne jede Bedeutung ist und meist gleichzeitig

mit den Tapetenzellen resorbiert wird. Die ursprünglich hypodermale Zellage hatte eben, wie das bei der Pollensackentwicklung oft der Fall zu sein scheint, durch Teilung nach innen die Tapetenlage, nach außen die spätere Endotheciumschicht abgegliedert, so daß die Wand aus drei Schichten zusammengesetzt ist.

Die Cannabinaceae Humulus und Cannabis liefern nun wichtige Übergangsstadien für das Zustandekommen eines scheinbaren Exotheciums. Querschnittsbilder durch ganz junge Antheren von Humulus Lupulus weisen eine kleinzellige Epidermis auf, die sich normal geschlossen über die Zellage erstreckt, die sich später zur Faserschicht umbilden wird. Während nun diese Zellen tangential zuwachsen, der Valvelumfang größer, die Anthere dicker wird, können die Epidermiszellen damit nicht „gleichen Schritt halten", die Epidermiszellen werden daher auseinandergezogen und -gezerrt, noch bevor die Endotheciumzellen ihre Verdickungsleisten bekommen. Ein Schnitt durch eine reife aufgesprungene Theka (Fig. 3) zeigt das sonderbare Bild, daß über der Faserschicht sich einzelne, isolierte Epidermiszellen erheben. Zweifellos bildet dieses Auseinandergleiten der Epidermiszellen einen wichtigen Übergang zu jener Erscheinung, die wir später kennen lernen, wo die Epidermiszellen ganz oder fast ganz zugrunde gehen, wo also die Epidermis, die in den Jugendstadien vorhanden ist, ganz reduziert wird, so daß die Faserschicht zum scheinbaren Exothecium wird.

Cannabis verhält sich genau so wie sein Verwandter Humulus.

Bei der Gattung Ulmus in all ihren verschiedenen Arten finden sich dieselben Erscheinungen wie bei jenen Cannabinaceae.

Ein ganz anderes Bild liefert Trema micrantha, die in den natürlichen Pflanzenfamilien den Ulmaceae eingereiht ist. Die jungen Antheren sind eingekrümmt wie die der Urticaceae und „explodieren" wie jene. Über der Endotheciumlage junger Antheren, die auffallend kleinzellig ist, liegt eine Epidermis aus noch unbedeutenderen Zellen, die schon auf jungen Stadien ganz schwache radiäre Verdickungsleisten bekommen. In reifen Stadien (Fig. 4) ist die Tapete wie gewöhnlich verschwunden, aber auch jene Lage von Zellen, die zur Endothecium-Faserschicht sich hätte normal weiter entwickeln sollen. Dafür zeigt die Epidermis, die einzig und allein bestehen bleibt, jene Verdickungsleisten, die aber so schwach und unbedeutend bleiben — sie verlaufen ja nur auf den radialen Längswänden der kleinen Zellen, greifen aber nicht auf die der Antherenhöhlung zugekehrte Seite über — daß sie für den Öffnungsmechanismus sicher nicht in Betracht kommen. Die ganze Antherenwand ist auf eine einzige schwache Epidermislage reduziert,

die Zellen können nicht mehr als aktive Faserzellen die Antheren zum Aufspringen bringen, dafür erfolgt jenes „Explodieren“, dessen physiologische Grundlage Goebel[17]) behandelt hat.

Alle Urticaceae, von denen ich männliche Blüten bekommen konnte, besitzen nun jene Eigentümlichkeit, daß der Wandbau der Antheren ganz reduziert erscheint und daß die Staubbeutel explodieren. Dabei weist noch einzig und allein die Gattung Parietaria überhaupt noch eine schwache Restfaserschicht auf, nämlich eine Epidermis mit radialen, ganz schwachen Verdickungspfeilern, ganz genau wie jene Trema.

Bei allen anderen Urticaceae unterbleibt die Ausbildung der Membranverdickungen überhaupt. Dabei treten alle möglichen Variationen auf; bald bestehen die Epidermis und Endotheciumlage faserlos nebeneinander fort, wie bei den Antheren von Pellionia Daveauana. Die ganze Anthere wird zu einem zarten, dünnwandigen, zierlichen Körper.

Ähnlich verhält sich Elatostemma sinuatum, Fleurya, Pilea, Laportea. Bald wird noch wie bei Urtica pilulifera die schwache Epidermis, die in jungen Stadien die Endotheciumlage überzieht, auch noch, wenigstens über den Thekenseitenwölbungen zusammengedrückt und zerstört, während sie über den Septen der Theken weiter bestehen bleibt (Fig. 5), so daß hier der letzte Grad der Reduktion erreicht wird, den wir uns vom Wandbau einer Anthere denken können.

Die Valvel besteht, wenn die Anthere explodiert, nur noch aus einer einzigen Zellage ohne jede Membranverdickungsleisten.

Schließlich sei noch Procris besonders hervorgehoben, weil das Konnektiv der Antheren auffallend große Zellen mit Schleiminhalt besitzt. Selten und ausnahmsweise habe ich solche Zellen auch in der Epidermis der Valvel aufgefunden, daß sie aber irgendeine Funktion für den Öffnungsmechanismus hätten, konnte ich nicht finden. Urticaceae-Antheren ohne solche Zellen öffnen sich, explodieren genau so prompt wie jene von Procris.

Wenn ich hier die anatomischen Verhältnisse des Wandbaues der Urticiflorae-Antheren kurz zusammenfasse, so wurde ersichtlich, daß, wenn wir von Ficus als normalem Vertreter ausgehen, bei den übrigen Moraceae, bei den Cannabinaceae und Ulmaceae deutliche Reduktionserscheinungen auftreten, die zu einem scheinbaren Exothecium führen, bei den Urticaceae selbst erreichen diese Reduktionserscheinungen ihren Höhepunkt.

Die interessante Frage nun, ob bei diesen Urticaceae jene Reduktion im Antherenwandbau so weit fortgeschritten ist im Lauf der genetischen Entwicklung, daß diese Antheren überhaupt nicht mehr

ihren Pollen für die Bestäubung abgeben könnten, wenn nicht dafür jenes „Explodieren“ der faserfreien Antheren sich als Ersatz sekundär eingestellt hätte, oder aber ob die Degeneration im Wandbau deshalb eingetreten ist, weil jenes „Explodieren“ aus der eingekrümmten Knospenlage heraus von Anfang an stattgefunden hat — es könnte etwa der Umstand, daß die jungen Antheren in der eingekrümmten Knospenlage einander tatsächlich festdrücken und eng zusammengepreßt sind, der Ausbildung einer normalen, mehrschichtigen Antherenwand mit Faserschicht hinderlich sein — diese Frage ist schon deshalb nicht leicht zu beantworten, weil jene Broussenetia Antheren besitzt, die eine richtige Faserschicht ausbilden und trotzdem außerdem noch explodieren. Sicherlich ließen sich bei anderen Gattungen aus dem Familienkreis der Urticiflorae noch wichtige Übergangsstufen finden, die vielleicht die Lösung dieser Frage dann eher ermöglichten. Aber leider sind von den Urticiflorae des hiesigen Botanischen Gartens viele nur als weibliche Pflanzen vorhanden, die natürlich für unser Thema kein Material liefern.

Hinweisen möchte ich aber noch auf den Umstand, daß bei Urticaceae-Antheren das eigentliche erste Aufreißen der Loculi schon in der Knospenlage erfolgt. Isoliert man ganz vorsichtig unter dem Präpariermikroskop solche noch eingekrümmte Staubbeutel, so sieht man die Theken schon längs einer ganz schmalen Rißlinie geöffnet, vorausgesetzt, daß eben die betreffenden Antheren reif zum „Explodieren“ sind. Jedenfalls genügen schon ganz geringe Veränderungen der Außenbedingungen, die auf den Turgordruck der lebenden, dünnwandigen, faserlosen Wandzellen einwirken, um die Valveln vom Septum um ein Geringes loszutrennen. Aber die Antherenvalveln könnten sich nicht richtig zurückschlagen, es fehlt ja die Ausbildung der „aktiven“ Zellen. Es setzt nun aber jener Explosionsmechanismus ein und bewirkt, daß die schon etwas geöffnete Anthere nach außen mit großer Vehemenz umgeschnellt wird, wobei der Pollen aus den Antherenfächern heraus in die Luft geschleudert wird und so zur Bestäubung dienen kann.

Andere „primitive“ Angiospermenfamilien.

Einleitend erwähnte ich, daß gerade Vertreter der choripetalen monochlamydeen Familien, die am Anfang des Systemes der Angiospermen nach Engler stehen, im Bau ihrer Mikrosporangien ein Exothecium besitzen wie die Gymnospermen.

Gerade Casuarina, die so gern als „primitiv“ betrachtet wird, zeigt diese Besonderheit. Breitet man eine reife Anthere in die Fläche aus,

so glaubt man, daß die Faserschicht zweifellos zu äußerst liegt. Macht man aber dünne Querschnitte (Fig. 6), so sieht man, daß die Epidermis über den Aufrißlinien (*a*) gut erhalten ist. Auffallenderweise bilden hier die darunter liegenden großen Endotheciumzellen keine Verdickungsleisten aus. Einzelne Epidermiszellen (*ep*) sind auch noch hier und da auf dem Valvelbogen erhalten geblieben. Einwandfrei zeigen aber junge Antheren, daß eine Epidermis normal über der Faserschicht angelegt wird.

Das Exothecium ist also hier kein primitives Merkmal, sondern durch Reduktion der Epidermis entstanden.

Unter den „primitiven" Proteaceae fand ich einige Vertreter, bei denen die Faserschicht zu äußerst liegt, ohne daß eine Spur der Epidermis mehr erhalten bliebe. Schön läßt sich das verfolgen bei Leukadendron tortum. Ganz junge Antheren besitzen die Epidermis, bei älteren wird sie schon in einzelne, isolierte Zellen auseinander gezerrt (Fig. 7) und diese werden dann auch noch zerstört und resorbiert, noch bevor sich die Verdickungsleisten bilden. Ebenso weisen ältere Antheren von Grevillea resistata ein reines Exothecium scheinbar auf, ganz junge Antheren besitzen aber normal ihre Oberhaut.

Auch von den Piperaceae machte ich einen Vertreter ausfindig mit diesem anormalen Antherenbau. Die Gattung Peperomia in all ihren Arten ist mit so einem scheinbaren Exothecium ausgestattet, aber etliche Epidermiszellen über dem Septum weisen uns auf sein Zustandekommen hin, junge Staubbeutel sind normal angelegt.

Wenn wir uns nun fragen, warum gerade über dem Septum die Epidermis so oft erhalten bleibt, so läßt sich diese Erscheinung wohl nur durch Wachstumsverschiedenheiten in der Endotheciumzellage erklären. Die jungen Endotheciumzellen in der Valvelmitte nehmen bedeutender an Oberfläche zu als jene in der Nähe des trennenden Septums. Dort werden also die darüber liegenden schwachen Epidermiszellen so oft auseinandergezerrt und schließlich ganz zusammengedrückt, während sie hier, wo geringerer Druck und Zug einwirkt, erhalten bleiben und so Zeugen bilden, daß das Exothecium hier nur durch Reduktion entstanden ist.

Goebel[17]) beschreibt in seinen Entfaltungsbewegungen unter dem Kapitel „Pollenausschleuderung" auch kurz den eigentümlichen Wandbau der Antheren von Ricinus, daß hier ein Exothecium vorhanden sei, während andere Euphorbiaceae normalen Antherenbau besäßen und erklärt dies als Reduktionserscheinung, wozu ich nun den Beweis bringen kann. Goebel zeigt auf Flächenbildern jene interessante Differenzierung der Faserschicht in Starkzellen und Ringzellen, auf deren verschiedenem

physiologischen Verhalten beim Austrocknen zweifellos hier das Pollen ausschleudern beruht. Durch Querschnittsbilder von Ricinusantheren ver schiedenen Alters kann ich Goebels Ansicht ergänzen und bekräftiger Was mich für meine Fragestellung vor allem interessierte, war, da sich über dem Septum der aufgesprungenen Anthere (Fig. 8) tatsäch lich wieder jene Restepidermis vorfindet. Noch bevor die Verdickungs leisten sich bilden, wird die übrige Epidermis über der Valvelmitt zerstört, während sie die ganz jungen, kreisrunden Staubbeutel norma nach außen noch abschließt (Fig. 9).

Was nun die „aktiven Zellen" selbst betrifft, so macht wol Zeichnung 8 den Unterschied zwischen den Starkzellen (*st*) und de Ringzellen (*r*) (nach Goebel) deutlich; daß die Starkzellen gegen da Konnektiv zu nochmal in solche mit schwach ringförmigen Verdickunge übergehen sollen, kann ich nicht bestätigen. Die Schwachzellen de Gelenkes (*g 1*) sind nur zartwandige Zellen, die wohl schon der Konnektiv zuzurechnen sind. Sie bilden gerade jene Grenze, wo di Epidermis vom Konnektiv her aufhört. Auffallend ist, daß zwische den Starkzellen und den Ringzellen eine kurze Strecke von schmale Zellen liegt, die wohl zweifellos als eine Art zweites Gelenk (*g 2*) be der Pollenausschleuderung wirkt. Wenn die Antherenvalvel durch di Wirksamkeit der Starkzellen, die den Annuluszellen der Pteridophyter sporangien anatomisch und in ihrer physiologischen Bedeutung ähnel aufgerissen und konkav nach außen gebogen wird, wirken beim Zurück schleudern jene beiden dünnen Wandstellen als Gelenke.

Bei Maccaranga fand ich Verhältnisse, die mit denen von Ricinu übereinstimmen, wenigstens was die Frage des Exotheciums betrifft Die Verdickungsleisten freilich sind hier einfach und in jeder aktive Zelle gleich.

Bei all diesen „primitiven" Familien der Urticiflorae Euphorbiaceae, Proteaceae, Piperaceae fand ich keine Vertreter, der wie die Gymnospermen und Pteridophyte ein richtiges Exothecium aufzuweisen hätte. Überall is hier das Exothecium eine Reduktionserscheinung.

Parasiten.

Daß die Loranthaceae als Parasiten für meine Fragestellun günstiges Material liefern würden, war vorauszusehen, hatte doch scho Goebel in seiner Arbeit über gepaarte Blattanlagen[18]) und Hein richer in seinen Untersuchungen über Bau und Biologie der Blüte von Arceuthobium[19]) auf interessante Fälle hingewiesen.

Als Beispiel mit normalem Wandbau der Antheren möchte ich von den Loranthaceae Phoradendron velutinum anführen.

In obiger zitierter Arbeit beschreibt Goebel den Antherenbau von Struthanthus; das Exothecium ist wieder nur scheinbar, die isolierten Epidermiszellen berechtigen diese Auffassung. „Mir scheint“, sagt Goebel, „daß hier ein von dem gewöhnlichen Verhalten der Angiospermen abgeleitetes vorliegt, nicht ein primitives, an die Gymnospermen erinnerndes. Da indes keine jungen Blütenanlagen vorhanden waren, so vermag ich über das Zustandekommen des eigentümlichen Antherenbaues nichts auszusagen“.

Ich konnte nun auch junge Blüten untersuchen und tatsächlich zeigte sich, daß auch hier die Epidermis ganz normal angelegt wird, daß aber die Endotheciumzellen, die besonders in radialer Richtung an Größe zuwachsen, die Epidermiszellen zum Auseinanderweichen bringen, so daß jenes uns nun schon oft begegnete Bild entsteht, daß zwischen den Faserzellen isolierte, kleine Epidermisreste aufsitzen.

Von unserem einheimischen Loranthus selbst bekam ich leider kein Blütenmaterial, doch fand ich bei einem Loranthus Schiedeanus aus Mexiko Verhältnisse, die ganz denen von Struthanthus analog sind (Fig. 10). Doch zeigen die Antheren dieses Loranthus noch die Eigentümlichkeit, daß die vier Loculi der Länge nach in einzelne Kammern abgegliedert sind, die durch sterile Gewebeplatten voneinander getrennt sind. Jede dieser Kammern öffnet sich selbständig durch einen Längsriß.

Erwähnt sei vielleicht, daß Popovicianu Barcianu [20]) bei einigen Onagraceae auch Antheren gefunden hat, deren Pollensäcke durch Querplatten in übereinander stehende Fächer abgeteilt sind. Goebel weist in seiner vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane [21]) auf dieses Verhältnis hin, „da es an das Vorkommen der Trabeculae in den Isoetessporangien erinnert, nur daß diese das Sporangium nicht in Fächer abteilen, sondern dasselbe nur als Balken durchsetzen“.

Heinricher [19]) behandelt in der schon zitierten Arbeit eingehend den eigentümlichen Bau der Antheren von Arceuthobium und erwähnt, daß Johnson schon beobachtet hat, daß hier die äußerste Zellage als Faserschicht entwickelt ist. Heinricher zitiert nun die uns bekannte These Goebels aus der Organographie betreffs der Frage des Zustandekommens des Exotheciums und glaubt, Goebel beziehe seine Bemerkung auf eine Studie von Engler [22]), worin Engler behauptet, daß das scheinbare Exothecium bei den Angio-

spermen dadurch zustande komme, daß die Epidermis sekundär sicl
ablöse. „Wenn bei den Mimoseae der Pollen reif ist, dann löst sicl
das epidermoidale Gewebe in großen Fetzen von dem darunter liegende
Endothecium los. Anders ist es bei Tradescantia, Anthurium, Peper-
omia, und wohl auch noch bei vielen anderen Arten der zugehörige
Familien, wo die Epidermis sehr frühzeitig, lange vor der Reife de
Antheren, sich loslöst.“

Dazu möchte ich bemerken, daß Goebel diese Englersch
Ansicht bei der Aufstellung seiner These unbekannt war. Im übrige
kann ich die Ergebnisse Englers, soweit sie hier in Betracht kommen
nicht bestätigen.

Sowohl Anthurium, wie Tradescantia besitzen noch die normal
Epidermis, selbst wenn die Anthere vollkommen reif zum Aufspringe
ist; daß bei Peperomia die Epidermis bei reifen Antheren teilweis
reduziert wird, habe ich früher schon geschildert. Von den Mimosea
griff ich Mimosa, Albizzia, Acacia heraus, alle erfreuen sich über der
Endothecium einer Epidermis, selbst wenn der Pollen scho
entleert ist.

Heinricher sagt nun weiter: „Ein Anzeichen für ein gleiche
Verhalten ist bei den reifen Antheren von Arceuthobium nicht vor-
handen; ob eine solche Ablösung einer äußersten Schicht auf frühere
Entwicklungsstufen vorkommt, bliebe noch zu untersuchen. Der Sach
kommt einige Bedeutung zu.“

Anfangs stand mir nur Herbarmaterial von reifen Antheren zu
Verfügung. Diese zeigten auf einem Querschnitt (Fig. 11), daß übe
der einzigen Faserschicht keine Spur von Epidermis mehr zu sehen is
und so glaubte ich ursprünglich, daß eben hier die Epidermis, die i
jungen Antheren vorhanden wäre, total bei der Reife reduziert würd
wie bei den erwähnten Proteaceae. Diese Vermutung war ja nich
sonderbar, nachdem ich eben bei Loranthus und Struthanthus jen
Übergangsstufen der Epidermisreduktion aufgefunden hatte.

Tatsächlich sind aber die Verhältnisse anders gelagert, was au
der Untersuchung junger frischer Antheren hervorgeht. Arceuthobiu
ist die einzige der von mir untersuchten Pflanzen, deren Antheren ei
richtiges Exothecium besitzen, bei der also die Epidermis starke Mem
branverdickungsleisten ausbildet, so daß die Epidermis bei der Dehiszen
der Mikrosporangien wirklich aktiv wirksam ist. Fig. 12 zeigt de
Längsschnitt durch eine junge Blüte, eine von den drei vorhandene
jungen Antheren ist im Längsschnitt abgebildet. Auffallend deutlic
hebt sich hier die Epidermis *(ep)* hervor, darunter liegt eine schwach

unbedeutende Zellage *(en)*, die dem Endothecium sonst entsprechen würde. Sie wird sehr früh zusammengedrückt und resorbiert, etwas ältere Antheren zeigen nur mehr die starke Epidermis und selbverständlich noch unbedeutende Fetzen der Tapetenschicht.

Ich kann also die Angabe Heinrichers, nachdem ich jüngere Entwicklungsstadien untersuchen konnte, nur bestätigen, daß Arceuthobium ein Exothecium besitzt.

Heinricher fand nun weiter, daß die Anthere nicht nur in ihrem äußeren Wandbau, sondern auch innerlich anormale Verhältnisse zeigt. Dazu möchte ich noch ergänzend einiges beitragen, was zwar mit meinem Thema nicht direkt zusammenhängt.

Dem Beobachter fällt direkt auf, daß die Antheren von Arceuthobium auch äußerlich gar nicht gegliedert sind. Wie ein fester Panzer umschließt die mächtige Faserschicht des Exotheciums die kugelförmige Anthere. Das Querschnittsbild einer reifen Anthere zeigt keine Spur mehr von trennenden Septen zwischen etwaigen Lokuli, nur die sterile Columella (nach Heinricher) durchsetzt die Antherenkugel von ihrer Ansatzstelle bis zu ihrem Scheitel. Am Scheitel übrigens springt die reife Anthere mit einem kurzen Riß auf, der aber nicht im mindesten vorgebildet ist.

Aus dem Längsschnittbild (Fig. 12) glaubt man ablesen zu dürfen, daß die junge Anthere zwei Lokuli besitzt, wobei eben die spätere Columella als Septum von einer Wandseite zur anderen durchgehe. Heinricher wirft diese Frage auf: „Natürlich ist der geschilderte Bau der Anthere mit einer einheitlichen Pollenmasse um eine zentrale Achse vorläufig nur für das der Reife nahe Stadium sicher gestellt. Eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung wird erst aufzuweisen haben, ob auch ein in einer Ringschicht die sterile Achse umgebendes Archespor angelegt wird.“

Die weitere Vermutung von Heinricher, daß ursprünglich getrennte Lokuli sekundär zur Vereinigung kommen, so daß jener einheitliche Hohlraum um die Columella herum sekundär entsteht, kann ich bestätigen. Mikrotomserienschnitte, die quer durch ganz junge Antheren geführt wurden, zeigten mir aber zu meiner Überraschung, daß nicht zwei oder vier sterile Septen die junge Anthere regelrecht durchsetzen, so daß in der Jugend zwei oder vier Lokuli vorhanden wären, sondern daß ganz unregelmäßig ohne bestimmte Orientierung, steriles Gewebe die junge Anthere durchsetzt, so daß das sporogene Gewebe bald als einheitliches Polster erscheint, weiter tiefer in zwei bis drei Lokuli gesondert, noch tiefer als dreiviertel Kreis die Columella

umschließt. Dieses sterile Zwischengewebe wird dann, wenn die Anthere heranreift, bis auf jene Columella aufgelöst, resorbiert, so daß jener einheitliche Raum für die Pollenmasse tatsächlich erst sekundär gebildet wird.

Daß Arceuthobium in seinem Antherenbau solche Sonderheiten aufweist, ist nicht zu verwundern, bilden doch auch andere Loranthaceae, wie der erwähnte Loranthus mit seiner Kammerung auch solche, nicht zu vergessen unser einheimisches Viscum.

Es ist wohl nicht uninteressant, daß sich die Verwandtschaft der Santalaceae mit den Loranthaceae auch im Antherenbau dokumentiert. Wenigstens fand ich bei unserem einzigen Vertreter der Santalaceae, bei der Gattung Thesium, dasselbe Bild, wie etwa bei jenem Struthanthus. Die Epidermis wird, obwohl sie ziemlich großzellig und nicht gerade dünnwandig ist, über dem Valvelbogen der reifen Antheren auseinandergezerrt aus der normalen jungen Anlage heraus.

Die Schilderung vom Antherenbau einiger anderer Parasiten, freilich aus entfernteren Familien, hier gleich anzuschließen, wird wohl angebracht sein. Ganz besonders eigentümlich sind die Verhältnisse bei Hydnora africana (Fig. 13). Sie besitzt ein Exothecium, die großzellige Epidermis weist neben einer bedeutenden Cuticula starke Verdickungsleisten auf, die parallel zueinander von innen nach außen verlaufen auf den Wänden der Epidermiszellen, und gleichzeitig ein Endothecium mit so großen mächtigen Verdickungsleisten, wie ich sie sonst nirgends gefunden habe (Fig. 14). Letztere haben noch die Eigentümlichkeit, daß sie verkehrt gebaut sind, d. h. die langen Verdickungsleisten der Endotheciumzellen endigen spitz nach dem Anthereninnern zu, während sie auf der Zellseite, die an die Epidermis grenzt, zu einer dicken Platte sich vereinigen, also gerade umgekehrt wie sonst. Die Folge davon ist natürlich, daß sich die Mikrosporangien, die in großer Anzahl nebeneinander auf einem Staubblatt sitzen, beim Austrocknen alle nach innen öffnen. Die auffallend starken Wände werden nach innen eingebogen, das vielschichtige, kleinzellige Gewebe, das noch unterhalb der Faserschichten liegt, etwas zusammengedrückt, das schmale dünnwandige Septum ohne weiteres abgelöst (Fig. 13). Daß sich Antherenvalveln infolge solch verkehrten Baues der aktiven Zellen nach innen krümmen, hat Nabelek[23]) bei einigen Acanthaceae beobachtet.

Die nächste Verwandte von Hydnora, nämlich Prosopanche, hat nach A. de Bary[24]) auch eine mächtige Endotheciumfaserschicht, doch ist hier die Epidermis frei von jenen Verdickungsleisten, so daß

Hydnora wohl allein ein Endothecium und Exothecium zusammen besitzt.

Merkwürdig ist nun, daß Balanophora, ein Parasit, der doch in ganz ähnlichen Verhältnissen lebt wie Hydnora, gerade das andere Extrem im Antherenbau aufweist wie jene. Die Antherenwand zeigt Epidermis und Endotheciumlage als zwei sich durch nichts unterscheidende dünnwandige Zellschichten, beide bleiben frei von Verdickungsleisten jeder Art. Durch welche Kräfte sich hier die Mikrosporangien öffnen, ist mir unbekannt, jedenfalls zeigt es sich hier, daß die Membranverdickungen zur Dehiszenz nicht unbedingt notwendig sind, es geht auch so! Daß aber biologisch so verwandte Formen wie Hydnora und Balanophora solch entgegengesetzte Extreme im Antherenbau darstellen, dürfte zum Beweis dienen, daß die Struktur der Antherenwand, die für jede Gattung charakteristisch ist, rein innerlich bedingt ist, von äußeren Bedingungen, die ja für verschiedene, verwandte Gruppen ganz ähnlich sein können wie hier, ganz unabhängig ist.

Einige sympetale Familien.

Von der Gruppe der sympetalen Pflanzenfamilien seien die der Acanthaceae und Solanaceae hervorgehoben, bei diesen hat Nabelek[23]) verschiedene Abnormitäten im Antherenbau gefunden und in seiner Arbeit eingehend behandelt.

Mit ganz auffallend großem Interesse sind von den Autoren, die sich mit dem Antherenbau beschäftigt haben, die Wandverhältnisse der Mikrosporangien der Gattung Thunbergia beschrieben worden, was vielleicht einfach damit zusammenhängt, daß diese großen massiven Antheren leichter zu schneiden sind und auch viel mehr auffallen, als die kleinen unhandlichen Antheren etwa der Urticiflorae. Schon Chatin[4]) weist darauf hin, daß Thunbergia keine typische Faserschicht besitzt. Erst spätere Autoren haben gefunden, daß die Epidermis hier schwache radiale Verdickungsleisten ausbildet, denen Kuhn[25]) in seiner Arbeit aber unrichtigerweise ziemliche Mächtigkeit und Bedeutung zuschreibt. Er sagt nämlich: „Die Epidermiszellen zeigen als Verdickung eine dünne Zelluloseplatte, welche auf den Seitenwänden radial gestreckte Poren hat, während sie Vorder- und Rückwände ununterbrochen bedeckt. Es besitzt also Thunbergia ein Exothecium.“

Unrichtig sind auch die diesbezüglichen Angaben von Colling[10]): „Das Fehlen der Fasern ist nicht etwa nur als ein Unterbleiben der Faserbildung in der betreffenden Zellschicht auffassen, sondern es fehlt

überhaupt eine dem Endothecium entsprechende Zellschicht, die Antherenwand besteht nur aus zwei Schichten, von denen die äußere eine typische Epidermis, die innere eine typische Tapete darstellt."

Erst Nabelek[23]) findet, daß Zellschichten, welche den sonst zum Endothecium sich ausbildenden Schichten entsprechen, in den jungen Antheren nachweisbar sind. Nabelek weist auch richtig den schwachen Verdickungsleisten in der Epidermis keine Bedeutung für den Öffnungsmechanismus zu, es sei darin wohl nicht ein Ersatz für das Endothecium zu suchen. In dieser Ansicht wird man bestärkt, wenn man bedenkt, daß die Fasern so schwach sind, daß sie oft erst sichtbar werden, wenn der Zellinhalt etwa mit Eau de Javelle abgetötet ist. Da diese Verdickungen nicht für die Dehizenz wirksam sind, möchte ich auch der Epidermis trotz der vorhandenen schwachen Leisten die Bezeichnung Exothecium absprechen, sie ist nicht als Exothecium aktiv wirksam. Tatsächlich öffnen sich die Antheren auch gar nicht weit. Es fragt sich nun, durch welche Kraft die Valveln, die im reifen Stadium nur aus der großzelligen Epidermis bestehen, sich vom Septum loslösen. Es fiel mir auf, daß auf meinen Querschnitten nur die Valvelenden eingerollt waren (Fig. 15), während die langen Valveln selbst etwa parallel zueinander bleiben. Auffallend ist auch, daß die Valvelenden, die an das Septum grenzen, frei von jenen schwachen Membranverdickungen bleiben. Hand in Hand damit zeigt sich ein Unterschied im Inhalt zwischen diesen Zellen und jenen der übrigen Epidermis. In Fig. 16 ist die Öffnungsstelle einer jungen Anthere vergrößert. Die Zellen *(z)* am Valvelende, die den Wulst an der Dehiszenzlinie bilden, zeigen Wachstumsverschiedenheiten; die Außenseite wächst stärker als die Innenseite, infolgedessen krümmt sich jedes Valvelende nach innen stark ein, zerdrückt die darunter liegenden dünnen Septumzellen *(s)*. So werden die Valveln vom Septum losgetrennt, können aber nicht weit auseinanderweichen, weil ja die Funktion aktiver Faserzellen fehlt. Daß sich jene Wulstzellen *(z)* nicht etwa durch Austrocknen so einrollen, erhellt daraus, daß sie in dieser Lage verharren, auch wenn man die Antherenschnitte wieder befeuchtet.

Nun sitzen auf diesen Wulstzellen eigenartige Fegehaare, wie sie Nabelek bezeichnet und abbildet. Man könnte schließlich sagen: Die Ausbildung einer aktiven Faserschicht konnte hier unterbleiben, denn der Pollen fällt ja durch den Spalt der schmal geöffneten Lokuli nur auf jene Haare, von denen ihn dann Insektenbesucher abstreifen können. Aber einerseits funktionieren diese Haare viel mehr als Schüttelapparat, rüttelt etwa ein Insekt an diesen Wulsthaaren, so wird der Pollen

leicht herausgeschüttelt — übrigens laufen die Theken unten in ein Horn aus, das vielleicht ebenso ausgenutzt wird — andererseits öffnen sich die Antheren anderer Acanthaceae weit infolge der vorhandenen Faserschicht, wobei der Pollen normal entleert wird, besitzen aber doch jene Haare auf dem Wulst ihrer Theken.

Jedenfalls ist eigentümlich, daß die Ausbildung einer richtigen Faserschicht hier unterbleibt, es fragt sich, ob Thunbergia unter den Acanthaceae ganz isoliert ist oder ob sich etwa Übergänge dazu finden.

Auffallend ist, daß bei den Antheren der Acanthaceae prinzipiell die Epidermis mächtig großzellig und massiv ist. Während nun aber bei den allermeisten eine wohlausgebildete Faserschicht unter dieser großen Epidermis liegt, fand ich bei Sanchezia nobilis die Verhältnisse so, daß die Faserschicht gegenüber der mächtigen Epidermis im reifen Stadium unbedeutend erscheint und wenig auffällt. Aber auch schon in jungen Stadien wird die Endotheciumlage von der Epidermis an Mächtigkeit weit übertroffen. Die großen hohen Epidermiszellen der Valvelenden am Wulst der Dehiszenzlinie sind hier bei der Antherenöffnung unbeteiligt. Ich betrachte diese Verhältnisse bei Sanchezia als Übergangsstufe zu denen bei Thunbergia, bei der eben schließlich die Endotheciumlage noch angelegt wird, aber keine Fasern mehr ausbildet, später zusammengedrückt und resorbiert wird, so daß eben die Epidermis allein bei der Reife noch vorhanden ist, die dann allerdings mit jenen schwachen Verdickungsleisten ausgestattet wird.

Nabelek (23) findet auch bei den Solanaceae manch Interessantes für unsere Frage. „Bei allen Solanaceae ist das Endothecium nach demselben Typ gebaut. Sehr häufig erscheinen Faserverdickungeu auf den Seitenwänden der Epidermiszellen, besonders stark sind sie ausgebildet bei den Gattungen Nicotiana, Petunia und Browallia."

Tatsächlich aber tritt die Mächtigkeit dieser Verdickungen in der Epidermis gegenüber den Fasern in der Endotheciumlage weitaus zurück. Erstere erscheinen mir genau so unbedeutend und funktionslos wie die bei Thumbergia. Es ist bei weitem kein Exothecium und zusammen damit ein Endothecium ausgebildet wie bei jener Hydnora.

Die Schlüsse nun, die Nabelek aus seinen Untersuchungen zieht, kann ich nicht billigen, soweit sie für mein Thema in Betracht kommen. Er meint: „Für die Phylogenie wird sich wohl aus dem Bau der Antherenwand wegen ihrer zu großen Abhängigkeit von äußeren Verhältnissen ein brauchbares Merkmal nicht ableiten lassen. Das Fehlen des Endotheciums bei den meisten Erikaceae läßt keinen Schluß zu auf deren Stellung im System, da bei Pflanzen aus ganz anderen Gruppen eben-

falls ein Fehlen des Endotheciums zu konstatieren ist: Acanthaceae (Thunbergia), Melastomaceae (Lasiandra, Monochaetum), Ochnaceae (Ouratea)."

Dazu möchte ich bemerken: Was die Erikaceae betrifft, so hat ja Artopoeus[16]) durch alle mögliche Übergangstufen nachgewiesen, daß die Erikaceaeantheren ohne Endothecium, eben jene mit porizider Öffnungsweise, sich ableiten vom normalen Angiospermentyp. Ebenso öffnen sich die Antheren der Melastomaceae porizid und haben das Endothecium verloren. Die Verhältnisse von Thunbergia sind sicher auch abgeleitete, jene Ochnaceae Ouratea konnte ich nicht untersuchen, wahrscheinlich öffnen sich ihre Mikrosporangien auch porizid.

Nabelek fährt fort: „Auch das trifft nicht zu, daß für die Angiospermen die Ausbildung eines Endotheciums, für die Gymnospermen die Ausbildung eines Exotheciums charakteristisch ist (Goebel, Organographie II); denn einerseits weist Ginkgo biloba ein typisches Endothecium auf, andererseits ist die Ausbildung der Epidermis als Exothecium bei den Angiospermen keine seltene Erscheinung (Erikaceae, Epacridaceae, Acanthaceae (Thunbergia), Solanaceae)."

Dazu hätte ich anzuführen: Da Ginkgo unter den Gymnospermen isoliert steht, so ist nicht zu verwundern, wie schon Geobel betont hat, daß sich auch im Antherenbau Abnormitäten zeigen.

Die Ausbildung der Epidermis als echtes, aktives Exothecium ist bei den Angiospermen eine ganz seltene Erscheinung.

Bei den Erikaceae ist dieses Auftreten ein vom normalen abgeleitetes. In allen Fällen, die ich in dieser Arbeit untersuchte, ist das Exothecium nur ein scheinbares, durch Reduktion entstanden. Daß Arceuthobium als Angiosperme tatsächlich aber ein richtiges Exothecium aufweist, ist schließlich nicht so sonderbar, wenn man bedenkt, was für Seitensprünge auch im sonstigen Antherenbau die Loranthaceae machen. Daß bei der Acanthaceae Thunbergia und bei den Solanaceae nicht von einem aktiv wirksamen Exothecium die Rede sein kann, habe ich schon betont.

Kleistogame Blüten.

Kurz möchte ich auf den Wandbau der Antheren von kleistogamen Blüten eingehen. Nachdem seit Goebels Untersuchungen über kleistogame Blüten [26]) bekannt ist, daß die Kleistogamie eine Hemmungserscheinung ist, in manchen Fällen bedingt durch Ernährungsverhältnisse, mußte ich mich fragen, ob sich eine Reduktion im Wandbau der Antheren etwa auch wieder dahin bemerkbar mache, daß auf Kosten der Epidermis ein scheinbares Exothecium zustande käme Solche Fälle

fand ich aber in kleistogamen Blüten nirgends. Wohl aber machen sich die Hemmungserscheinungen insofern auch im Antherenwandbau bemerkbar, daß allgemein die Faserschicht im Endothecium von Antheren kleistogamer Blüten schwächer ausgebildet wird als die von chasmogamen Blüten. Das ist ja auch leicht verständlich, denn zur Ausbildung jener sonst so mächtigen Verdickungsleisten ist sicher eine ganz bedeutende Stoffwanderung und Nahrungsstoffzufuhr in die Endotheciumzellen notwendig, die eben hier nicht zustande kommt, so daß mit den Antheren im allgemeinen zugleich auch ihre Faserschicht den Eindruck der Degeneration macht.

Daß nun die Antheren von kleistogamen Blüten, etwa von Viola oder Oxalis, nicht aufspringen, so daß die Pollenkörer im Inneren der Anthere keimen und ihre Pollenschläuche durch die Wand hindurch, in den allermeisten Fällen freilich durch die sowieso faserfreie Suturlinie hindurch, treiben, ist einzig und allein darin begründet, daß die Antheren in der ständig allseits geschlossenen Blüte nie den nötigen Grad der Austrocknung erfahren, so daß weder der Kohäsionsmechanismus noch die Membranschrumpfung der Verdickungsleisten der Endotheciumzellen in Funktion treten kann. Die Faserschicht wäre doch in den meisten Fällen kräftig genug entwickelt um bei der Öffnung wirksam sein zu können. Vielmehr ist wohl anzunehmen, daß das Innere der kleistogamen Blüten mit feuchter Luft gesättigt ist, sonst könnten ja wohl unmöglich die Pollenkörner mit solcher Mächtigkeit zu einem ganzen Geflecht von Pollenschläuchen auskeimen.

Die Hemmung in der Ausbildung der Verdickungsleisten geht nun verschieden weit, daß aber in manchen Antheren kleistogamer Blüten von Oxalis die Faserschicht ganz fehle, wie Rössler[27]) in seiner Arbeit angibt, konnte ich nicht finden. Wohl ist das Fasernetz stark lückenhaft. Doch ist ja leicht denkbar, daß die Hemmung in der Ausbildung zum Extrem führt, daß die Bildung der Fasern ganz unterbleibt. Solche Fälle beschreibt Helene Ritzerow[28]) von der Leguminose Amphicarpaea, Goebel von Utricularia elachista.

Auf einen interessanten Fall möchte ich noch hinweisen. In den Antheren kleistogamer Blüten von Viola odorata (Fig. 17) ist meist der hintere Lokulus *(l)* einer jeden Theka steril geworden, es wird kein Archespor hier mehr angelegt, kein Pollen daher mehr ausgebildet. Dennoch weist dieser degenerierte Lokulus eine wohl ausgebildete Faserschicht auf, obwohl diese hier ja absolut gar keine Bedeutung mehr hat. Es geht also hier sonderbarerweise die Hemmung in der Ausbildung des sporogenen Gewebes nicht Hand in Hand mit der Hemmung

in der Ausbildung der Faserzellen. Warum übrigens hier die Pollenschläuche nicht durch die Suturlinie oder durch die zarten Zellen der sterilen Lokuli an den Antherenlängsseiten hindurchwachsen, sondern alle in dicken Bündeln die obere Spitze der Anthere durchdringen, ist nicht aufgeklärt. Unwillkürlich denkt man daran, daß ein Reiz, der von der Narbe vielleicht ausgeht, auf die Richtung dieses Pollenschlauchbündels einwirkt.

Wasserpflanzen.

Die letzte Gruppe, auf deren Antherenbauverhältnisse ich eingehen möchte, ist die der Wasserpflanzen. Zunächst sei von einigen die Rede, die ihre Blüten über den Wasserspiegel emporstrecken.

Die Lemnaceae zeigen nach den Angaben von Hegelmaier[29]) Eigentümlichkeiten im Antherenbau. Sowohl für Lemna als auch für Wolffia zeichnet dieser Forscher auf seinen Antherenschnitten ein ausgesprochenes Exothecium ein und schreibt auch für Lemna: „Die äußerste Zellschicht jedes der so angelegten Doppelfächer nun wandelt sich in eine einschichtige, die Antherenhälfte allseits umschließende Fachwandung um, das davon umschlossene Innere wird dagegen zu Pollenmutterzellen."

Es wäre ja interessant, wenn sich die Reduktion, die diese Lemnaceae-Blüten zweifellos erfahren haben, auch dergestalt im Antherenwandbau bemerkbar machen würde; jedoch ergab meine Nachprüfung, daß die Angabe Hegelmaiers, daß bei Lemna die äußerste Wandschicht die Faserverdickungen ausbildet, nicht stimmt. Lemna besitzt vielmehr ein ganz normales Endothecium, eine freilich zarte Epidermis schließt die winzig kleinen Antheren nach außen ab. Von Wolffia und Spirodela konnte ich keine Blüten bekommen, doch möchte ich vermuten, daß auch hier Hegelmaier einer Täuschung unterlegen ist.

Es seien nun jene wenigen Wasserpflanzen behandelt, die sich ihrem Element so weit angepaßt haben, daß sie ihre Infloreszenzen nicht mehr über den Wasserspiegel hinaus zu strecken brauchen, sondern unter Wasser blühen und auch fruktifizieren. Da erweckt vor allem unser Interesse die Gattung Callitriche; denn nach Hegelmaier[30]) sollen sich hier interessante Übergänge zeigen: Die luftblütigen Eucallitrichen besitzen nach Hegelmaier eine normale kräftige Faserschicht, bei Callitriche hamulata sind die Fasern weniger kräftig entwickelt, bisweilen selbst nur in Spuren vorhanden. Ob das solche Antheren sind, die unter Wasser zur Entwicklung kamen, vermag Hegelmaier nicht anzugeben. Derartige Antheren, sowohl von C. hamulata als von C. verna sollen in der Regel nicht aufspringen. Endlich seien die

Antheren von C. autumnalis und truncata ganz faserfrei, diese Arten blühen und fruktifizieren unter Wasser.

Mir stand nur lebendes Material von C. deflexa und verna zur Verfügung, stets fand ich Antheren mit ganz normaler kräftiger Faserschicht. Ich kultivierte nun C. verna in ziemlich tiefem Wasser, die Antheren bildeten trotzdem ihre Faserschicht aus, öffneten sich aber nicht, worauf unten einzugehen sein wird. Ich wiederholte dieses Experiment mit einigen anderen luftblühenden Wasserpflanzen, so verschiedenen Aponogeton-Arten. Eine Sagittaria-Art war von selbst anormalerweise unter Wasser aufgeblüht. Stets entwickelten diese Blüten auch unter Wasser ihre Antheren mit normalem Bau. Befruchtung tritt nie ein, schon deswegen, weil sich die Antheren nicht regelrecht öffnen und den Pollen freigeben; denn ebenso wie bei den kleistogamen Blüten können hier die Antheren nicht austrocknen, so daß die Faserschicht nicht in Funktion treten kann.

Es ist nun schon lange bekannt, daß die Mikrosporangien von konstant unter Wasser blühenden Angiospermen keine Membranverdickungsleisten mehr ausbilden. Solche wären hier ohne jede Bedeutung und Funktion. Das ist ja eine allgemeine Erscheinung bei Wasserpflanzen, daß das mechanische System, wie Sklerenchymfasern usw. sehr häufig rückgebildet werden. Hier dürfte der Hinweis angebracht sein, daß auch die Sporangien der Pteridophyten, soweit das Wasserformen sind, ihr sonst so charakteristisch ausgebildetes Öffnungsgewebe auch nicht ausbilden. Goebel behandelt diese interessanten Eigentümlichkeiten in seiner Organographie: „In den verhältnismäßig wenigen Fällen, wo die Sporen ins Wasser entleert werden (Marsiliaceae, Salviniaceae, Isoeten), ist, soweit wir wissen, die Sporangienwand dabei nicht aktiv beteiligt, sie hat einen sehr einfachen Bau und verwittert schließlich, Erscheinungen, die an die wasserbewohnenden Bryophyten erinnern, welche, wie Riella, ihre Sporangien unter Wasser reifen lassen. Daß diese Vereinfachung im Bau der Sporangienwand auf Rückbildung beruht, ist wahrscheinlich. Doch wird es sich nicht um eine unmittelbare Beeinflussung des Sporangienbaues durch den Standort handeln.“

Das ist zweifellos so, niemals wird die Reduktion der Faserschicht von „heute auf morgen“ stattfinden, sonst müßten ja auch jene Experimente mit Wasserpflanzen, die künstlich unter Wasser zum Blühen gezwungen werden, in diesem Sinne positiv gelingen. Erst langdauernde Einwirkung des neuen Mediums auf den Vegetationspunkt wird auch hier bei Änderung der Stoffzufuhr und des Stoffwechsels zu dieser Reduktion im Wandbau der Sporangien geführt haben, mit der ja andere Anpassungen

an das neue Medium Hand in Hand gehen, so z. B. daß die dünnhäutigen Pollenkörner einer Exine entbehren. Wie vielleicht die Reduktion der Faserschicht erfolgt ist, können wir uns an einem Beispiel klar machen, nämlich an Zostera marina.

Der Querschnitt durch eine Theka (Fig. 18) zeigt eine auffallend mächtige Epidermis, darunter eine Endotheciumlage, die ganz unbedeutend ist und schwache radiale Verdickungsleisten hat, die ganz an jene der Urticiflorae Parietaria und Trema erinnern und sicher auch hier keine Funktion bei der Öffnungsbewegung mehr ausüben können. Zweifellos zeigt sich hier eine deutliche Reduktion der Faserschicht, die schließlich eben in anderen Fällen so weit gehen kann, daß überhaupt keine Verdickungsleisten mehr ausgebildet werden, denn Zostera ist das einzige mir bekannte Beispiel, daß Antheren von typisch wasserblütigen Pflanzen noch einen Rest der fibrösen Zellage, wie sie für die luftblütigen charakteristisch ist, aufweist. Es fragt sich nun, durch welche Kräfte die wasserblütigen Antheren von Zostera, Zannichellia, Ceratophyllum, Najas, Halophila sich öffnen und die Befruchtung unter Wasser ermöglichen.

In erster Linie wäre da an Schleimwirkung zu denken, die etwa die Antherenwaud an der Dehiszenzlinie zum Verquellen und Aufreißen bringt. Schenck[31]) in seiner Biologie der Wassergewächse vermutet, daß vielleicht die Tapetenschicht solche aufquellenden Substanzen liefert. Von Zostera gibt nun Grönland[32]) an, daß die schwache Endotheciumlage eigentümlich gelb gefärbt ist, es wäre ja möglich, daß diese Zellfärbung von Schleiminhalt herrührt. An dem Alkoholmaterial, das mir zur Verfügung stand, gelang es mir nicht, in den Zellen Schleim nachzuweisen, auch nicht durch chemische Reaktionen. Aus meinen Schnitten konnte ich nur ersehen, daß die Mittelwand der zwei Epidermiszellen, die über dem schmalen Septum der Theka liegen, aufgelöst und so die Wand bei *o* durchgerissen wird (Fig. 18).

Balfour[33]) vermutet, ähnlich wie Schenck, eine Schleimwirkung, die bei Halophila von den sporogenen Zellen ausgeht und die Mikrosporangien zum Öffnen bringen soll. „Die ziemlich dicken Wände der Pollenzellen, sagt er, sind durchsichtig und zusammengesetzt aus Schleim, der in Berührung mit Wasser zu großer Ausdehnung aufquillt.“ Diese Angaben konnte ich nicht nachprüfen.

Strasburger[34]) glaubt als Ursache für die Öffnung der faserfreien Mikrosporangien von Ceratophyllum den Druck der Pollenmasse zu finden. Daß der Druck, den die wachsende Pollenmasse auf die Dehiszenzlinie ausübt, die Loslösung der Valveln vom trennenden

Septum bewirkt, hat Schneider[12]) auch für landblühende Pflanzen behauptet, ohne dafür einwandfreie Beweise bringen zu können. Daß bei Ceratophyllum der Druck der dünnhäutigen Pollenkörner auf die doch ziemlich stabile Antherenwand so groß sein soll, daß diese schließlich aufreißt, ist aber doch unwahrscheinlich. Weit eher würden sich nach meiner Ansicht die dünnhäutigen Pollenkörner selber gegenseitig zerdrücken beim Heranwachsen, als daß sie die Wand sprengen könnten. Wieso die Hemmung, welche die Ausbildung der Antherenwandung erfuhr, einen erhöhten Druck des Inhalts der Pollensäcke auf die Wandung zur Folge haben soll, wie Strasburger seine Untersuchungen über die Antherenöffnung hier abschließt, ist mir unverständlich. Die Verquellung, die die Epidermis über dem Septum erfährt, so daß sie sich von dem inneren Gewebe vor der Scheidewand ablöst und zerreißt, wie das auch Strasburger schildert, wirkt allein, ohne daß dabei nach meiner Ansicht der Druck der Pollenmasse mithilft.

Ganz ähnlich fand ich die Wandverhältnisse bei Zannichellia palustris. Die Antherenwand besteht aus zwei gleichartigen Schichten mit ziemlich großen dünnwandigen Zellen (Fig. 19). An der Dehiszenzlinie liegen über dem Septum kleine Zellen (*s*), deren Wände verquellen, so daß durch Auflösung dieser Zellen ein Hohlraum *H* (Fig. 20) längs der Aufrißlinie entsteht. Die schwachen Epidermiszellen (*ep*) über diesem Hohlraum reißen schließlich auch noch durch, das Septum verquillt vollkommen und schrumpft zusammen. Die reife aufgesprungene Theka zeigt nur noch die beiden faserlosen Valveln, die sich ziemlich weit auseinanderbiegen.

Schließlich möchte ich noch auf den Antherenwandbau von Najas eingehen; unsere einheimische Art kommt in der Münchener Umgegend nur in weiblichen Exemplaren vor, mir stand aber eine tropische Form, die als Najas microdon bestimmt ist, im Gewächshaus zur Verfügung. Die ungestielte Anthere, hier aus vier Lokuli zusammengesetzt, wird von zwei Hüllen umschlossen (Fig. 21 [Längsschnitt]). Die innere (*I. H.*) ist mit der einschichtigen, faserlosen Antherenwand verwachsen bis auf zwei keulenförmige Lappen, die über die Antherenspitze hinausragen. Die Antherenwand muß also von diesen zwei eigentümlichen Hüllen bei der Reife befreit werden, wenn der Pollen austreten soll. Die Achse (*a*), auf der die Anthere mit der inneren Hülle sitzt, wächst nun bedeutend heran und schiebt, indem sie sich krümmt, die noch von der inneren Hülle eingeschlossene Anthere seitlich durch den Spalt der zweiteiligen äußeren Hülle (*A. H.*) hinaus, ziemlich unterhalb der scharfen Spitzen der letzteren. Ähnlich schildert das Magnus[35]) von Najas tenuifolia.

Es fragt sich nun, wie die innere Hülle aufbricht. Jönsson nimmt in seiner Arbeit: Om befruktningen hos slägtet Najas[36]) hier wieder an, daß der Druck der Pollenmasse die dünne Antherenwand auch an der Antherenspitze schließlich noch zusammendrücke, die keulenförmigen Lappen der inneren Hülle auseinander treibt, so daß ein schmaler Kanal für den Pollenaustritt frei würde.

Nach meinen Untersuchungen krümmen sich die zwei Lappen nach außen, und zwar einfach durch verschieden starkes Wachstum ihrer Zellschichten. Die Innenseite der Lappen wächst stärker als die äußere (Fig. 21), die Lappen biegen sich so nach außen abwärts zurück und reißen dabei die ganz dünne Antherenwand etwa auf der Strecke *o* auf. Fig. 22 stellt schematisch den medianen Längsschnitt durch eine aufgesprungene entleerte Anrhere dar. Die zurückgebogenen Lappen bleiben in ihrer Lage, bis die entleerte Anthere verfault. Dadurch, daß die Lappen nach außen sich umbiegen, wird wohl ein Druck auf die Pollenmasse ausgeübt, die ganz langsam durch die freigelegte Öffnung an der Antherenspitze gepreßt wird.

Die Untersuchung der Öffnungsursachen bei den wasserblütigen Antheren stößt auf manche Schwierigkeiten. Diese kurzen Beiträge mögen zeigen, auf welch verschiedene Art und Weise die Pollenentleerung ermöglicht wird, nachdem hier überall die Faserschicht reduziert bzw. funktionslos geworden ist.

Zusammenfassung.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen in vorliegender Arbeit möchte ich in folgenden kurzen Sätzen zusammenfassen:

1. Die These Goebels, daß die Mikrosporangien der Angiospermen ein Endothecium besitzen, die der Pteridophyten und Gymnospermen ein Exothecium, gilt im Prinzip unanfechtbar.

2. Innerhalb des Kreises der Urticiflorae lassen sich im Wandbau der Antheren Reduktionserscheinungen feststellen, die zu einem scheinbaren Exothecium führen. Wichtige Übergangsstufen leiten zu einem Extrem bei den explodierenden Antheren der Urticaceae, die keine fibröse Faserzellschicht mehr ausbilden.

3. Auch von den anderen der sogenannten primitiven Familien, wie der Casuarinaceae, Proteaceae, Piperaceae, Euphorbiaceae, besitzen mehrere Vertreter ein scheinbares Exothecium; das ist kein primitives Merkmal, das an die Gymnospermen erinnert, sondern ein abgeleitetes, durch Reduktion entstan-

lenes, was die phylogenetische Stellung jener „primitiven“ Familien beleuchtet.

4. Die Parasiten: Loranthaceae, Santalaceae, Hydnora und Balanophora weisen mannigfaltige Eigentümlichkeiten im Antherenbau auf. Arceuthobium besitzt ausnahmsweise ein richtiges Exothecium.

5. Die Acanthaceae und Solanaceae haben ein normales Endothecium; die Verdickungsleisten in der Epidermis sind unbedeutend und nicht bei der Öffnung der Antheren wirksam, von einem richtigen Exothecium kann daher keine Rede sein.

6. Die Hemmung, die kleistogame Blüten erfahren, macht sich auch im Endothecium bemerkbar; die Faserschicht ist hier allgemein reduziert gegenüber der in den Mikrosporangien der chasmogamen Blüten.

7. Die Antheren der normal unter Wasser blühenden Pflanzen bilden keine Faserschicht aus. Zostera besitzt den letzten Rest eines stark reduzierten, funktionslosen Endotheciums. Als Ersatz wirken bei der Öffnung der Antheren der meisten dieser wasserblütigen Formen Quellungserscheinungen in der Antherenwand, der Druck der Pollenmasse ist dabei nicht wirksam.

Vorliegender Auszug entstammt einer größeren Arbeit (mit 75 Zeichnungen), die vom Pflanzenphysiologischen Institut Nymphenburg der Universität München verwahrt wird und dort von Interessenten eingesehen werden kann.

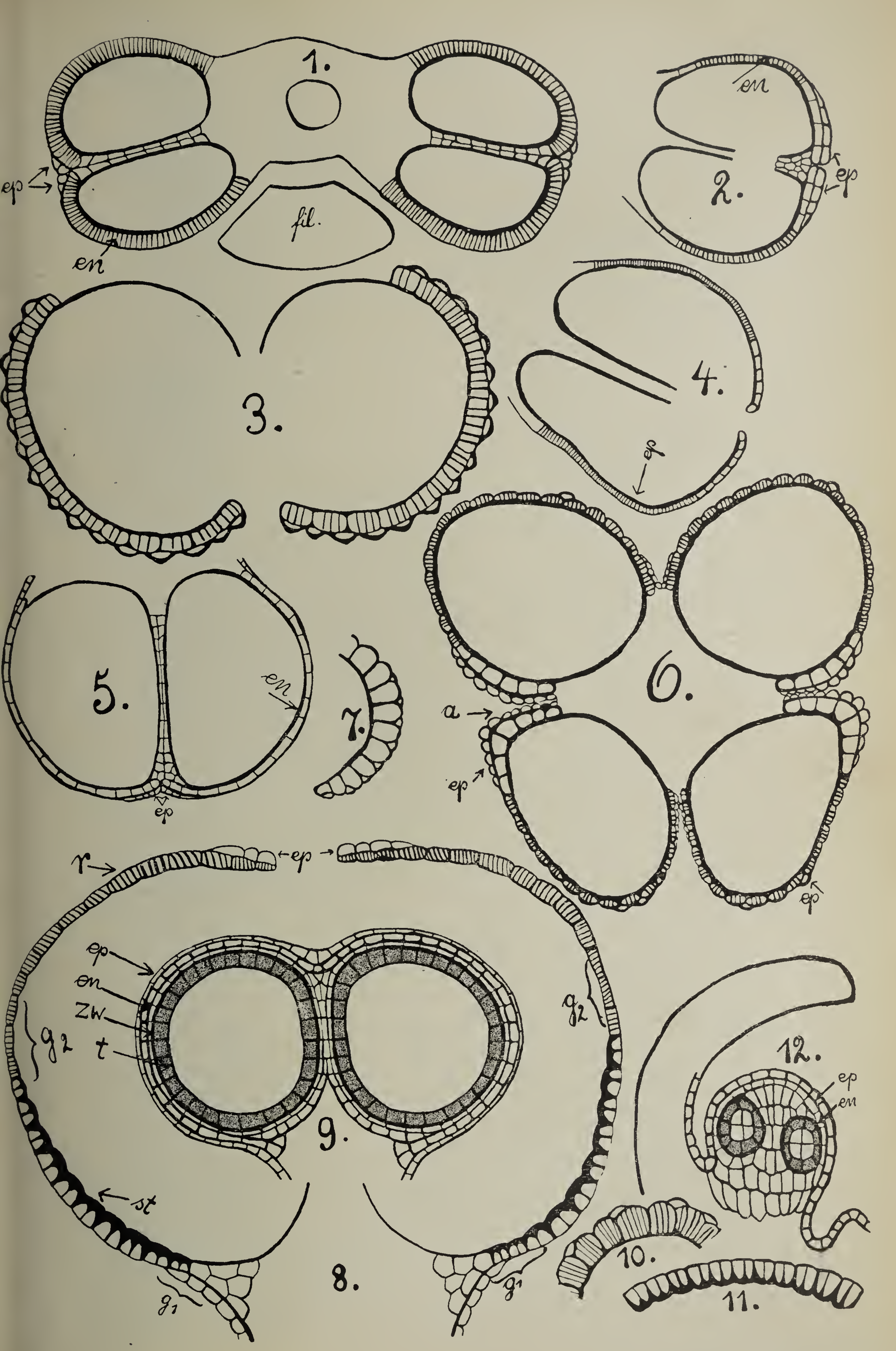
München, im Dezember 1921.

Dr. Staedtler.

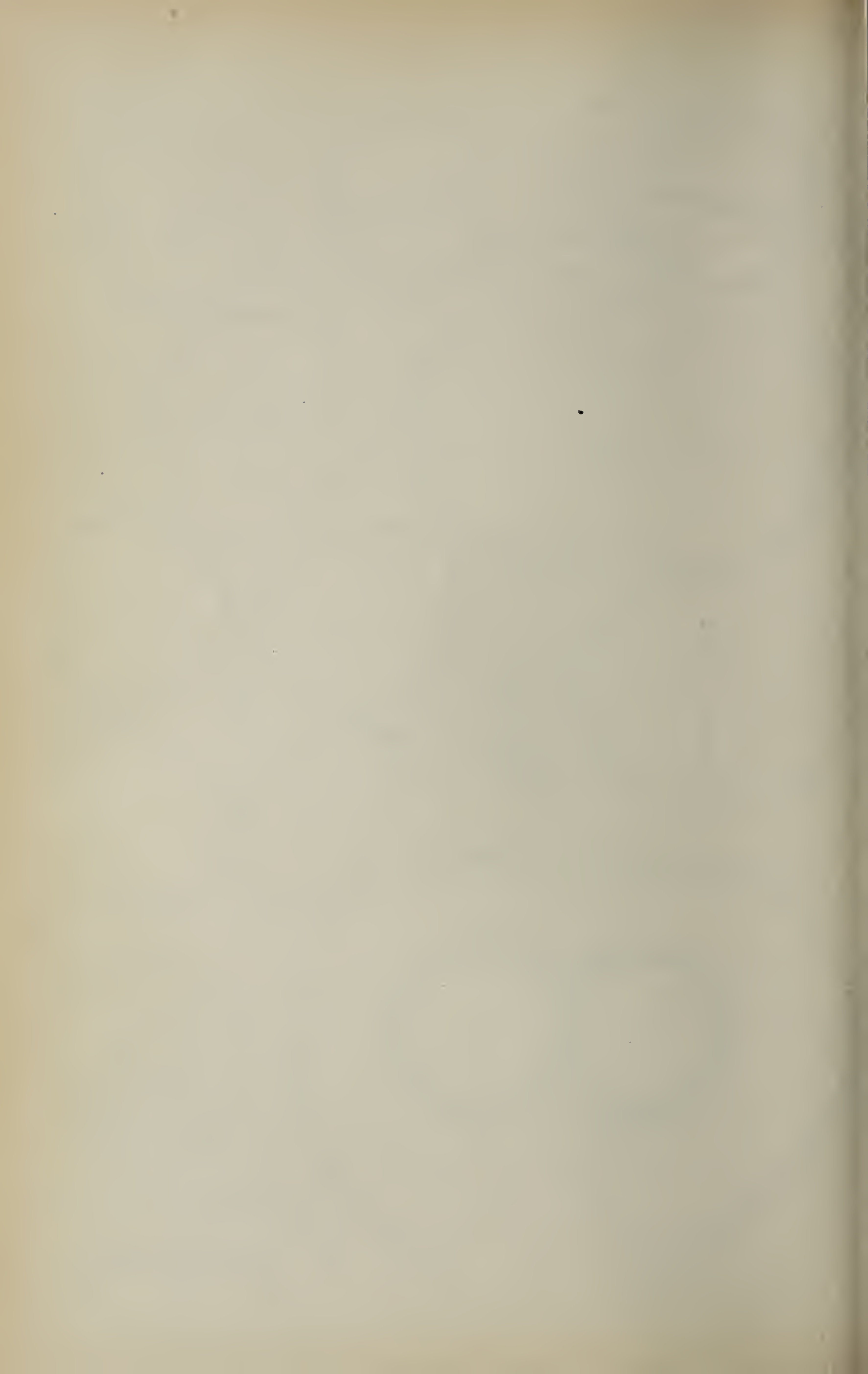
Literaturverzeichnis.

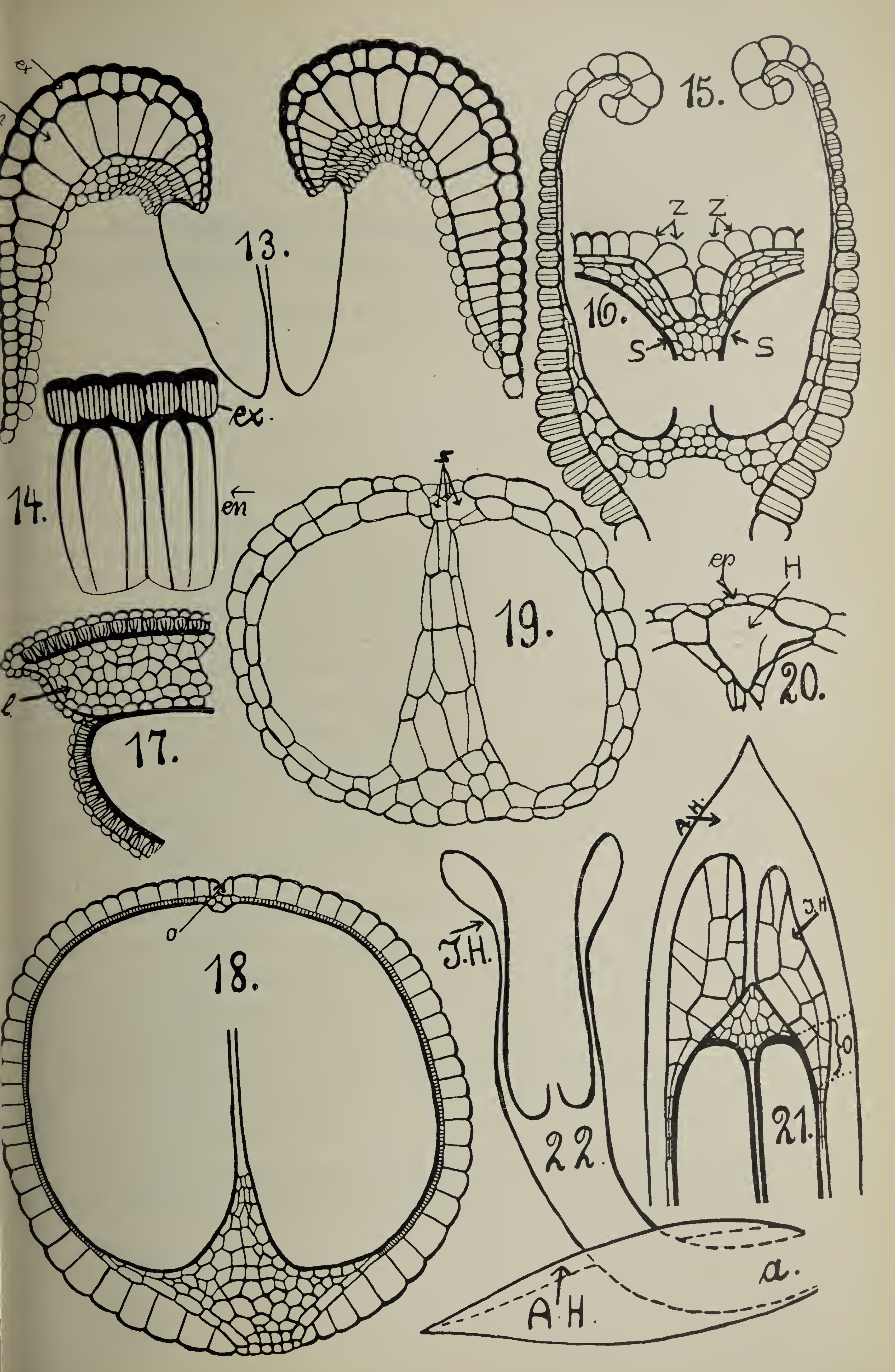
1. Purkinje, J. E., De cellulis antherarum fibrosis nec non de granorum pollinarum formis. (Breslau 1830.)
2. Mohl, H. v., Über die fibrösen Zellen der Antheren. (Flora 1830.)
3. Mohl, H. v., Vermischte Schriften botanischen Inhaltes. (Tübingen 1845.)
4. Chatin, A., De l’anthère, recherches sur le developpement, la structure et les fonctions de ses tissus. (Paris 1870.)
5. Schinz, H., Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke. (Dissertation Zürich 1883.)
6. Schrodt, J., Das Farnsporangium und die Anthere. (Flora 1885.)
7. Steinbrinck, C., Grundzüge der Öffnungsmechanik von Blütenstaub- und einigen Sporenbehältern. (Jaarboek Botanisch VII, Gent 1895.)
8. Steinbrinck, C., Über den ersten Öffnungsvorgang der Antheren. (Berichte der D. B. G. 1909, Bd. XXVII.)
9. Schwendener, S., Über den Öffnungsmechanismus der Antheren. (Sitz.-Ber. d. K. preuß. Akad. d. W., Berlin 1899.)

10. Colling, J. F., Das Bewegungsgewebe der angiospermen Staubbeutel. (Diss. Berlin 1905.)
11. Hannig, E., Über den Öffnungsmechanismus der Antheren. (Jahrbuch für wiss. Botanik 1910, Bd. XLVII.)
12. Schneider, J. M., Über das Öffnen des Nahtgewebes der Antheren. (Berichte der D. B. G., Bd. XXIX, 1911.)
13. Schips, M., Zur Öffnungsmechanik der Antheren. (Beihefte zum Bot. Zentralblatt, Bd. XXXI, I. Abtlg., Heft 2, 1914.)
14. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. II. Teil, 2. Heft. (Jena 1900.)
15. Goebel, K., Über die Pollenentleerung bei einigen Gymnospermen. (Flora 1902, Bd. XCI, Ergänzungsband.)
16. Artopoeus, A., Über den Bau und die Öffnungsweise der Antheren und die Entwicklung der Samen der Ericaceae. (Flora 1903, Bd. XCII.)
17. Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. (Jena 1920.)
18. Goebel, K., Über gepaarte Blattanlagen. (Flora 1911, Bd. CIII.)
19. Heinricher, E., Über Bau und Biologie der Blüten von Arceuthobium oxycedri. (Sitz.-Ber. d. Math. Naturw. Klasse der K. Akad. d. W. Wien 1915, Bd. CXXIV, I.)
20. Popoviciu Barcianu, D., Untersuchungen über die Blütenentwicklung der Onagraceae. (Diss. Leipzig 1874.)
21. Goebel, K., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. (Berlin 1883.)
22. Engler, Beiträge zur Kenntnis der Antherenbildung der Metaspermen. (Jahrbücher für wiss. Botanik X, 1876.)
23. Nabelek, Über die systematische Bedeutung des feineren Baues der Antherenwand. (Sitz.-Ber. d. math. naturw. Klasse d. K. Akad. d. W. Wien 1906, Bd. CXV, I.)
24. Bary, A. de, Prosobanche Burmeisteri. (Besonders abgedruckt aus den Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, Bd. X, 1886.)
25. Kuhn, E., Über den Wechsel der Zelltypen im Endothecium der Angiospermen. (Diss. Zürich 1908.)
26. Goebel, K., Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorie. (Biologisches Zentralblatt 1904, Bd. XXIV.)
27. Rößler, W., Beiträge zur Kleistogamie. (Flora 1900, Bd. LXXXVII.)
28. Ritzerow, H., Über Bau und Befruchtung kleistogamer Blüten. (Flora 1908 Bd. XCVIII.)
29. Hegelmeier, F., Die Lemnaceae. (Leipzig 1868.)
30. Hegelmeier, F., Monographie der Gattung Callitriche. (Stuttgart 1864.)
31. Schenck, H., Die Biologie der Wassergewächse. (Bonn 1868.)
32. Grönland, J., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Zostera. (Bot. Zeitg. 1851.)
33. Balfour, B., On the genus Halophila. (Transactions of the botanical Society Edinbourgh, Vol. XIII, 1879.)
34. Straßburger, E., Beiträge zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum und phylogenetische Erörterungen. (Jahrbücher für wiss. Bot. 1902, Bd. XXXVII.)
35. Magnus, P., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Najas. (Berlin 1870.)
36. Jönsson, B., Om befruktningen hos slägtet Najas samt hos Callitriche autumnalis. (Lunds. Univ. Årsskrift, Tom. XX.)



1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
ep
en
fil.
a
r
zw
t
st
g1
g2




ex
13.
15.
Z Z
16.
S S
ex.
14.
en
19.
ep H
20.
l
17.
A.H.
J.H.
o
18.
J.H.
21.
22.
a.
A H.



Ein neuer Rädertiere (Rotatoria) fangender Pilz. (Sommerstorffia spinosa, nov. gen., nov. sp.)

Von **Nikola Arnaudow**, Sofia.

Mit 5 Abbildungen im Text.

Im Laufe meiner Untersuchung über die Biologie von Zoophagus insidians Som.[1]) hatte ich Gelegenheit, aus demselben Kulturgefäß mit Algen, das zur Gewinnung von Material für das Studium des genannten Pilzes aufgestellt worden war, mehrmals vereinzelte, totliegende Rotatorien mit eigenartigem Mycel im Munde zu schöpfen. Das Mycel bestand aus wenig, verhältnismäßig kurzen, am Ende verengerten Schläuchen, und die Enden dieser Schläuche waren von stark lichtbrechender Substanz, gerade so wie bei den Kurzhyphen des Tiere fangenden Zoophagus insidians, erfüllt.

Es lag die Vermutung nahe, daß es sich um Anfangsstadien der Entwicklung jenes Pilzes handelt.

Als sich aber das Untersuchungsmaterial mehrte und ich die Möglichkeit bekam, alle Entwicklungsstufen des Pilzes, dem das eigentümliche Mycel angehörte, zu verfolgen, wurde klar, daß ich vor mir einen neuen, bisher nicht beschriebenen Tiere fangenden Pilz aus den Phycomyceten habe.

An dieser Stelle möchte ich vorläufig und ganz im kurzen, mit Hinweis auf die bezüglichen Abbildungen im Texte, einige Daten hauptsächlich über die Spezifizität des Pilzes mitteilen. Die Untersuchung, schon ziemlich abgerundet, über das Leben dieser in biologischer Beziehung sehr interessanten Art, ist noch im Gange.

Lebendige Rädertiere (bei den bisherigen Beobachtungen aus der panzerigen Gattung Monostyla) werden durch die Mundöffnung mittels gekeimter Pilzsporen infiziert.

---

1) N. Arnaudow, Zur Morphologie und Biologie von Zoophagus insidians Sommerstorff-Jahrbuch der Sofianer Universität, Bd. XV—XVI, 1918—1919, 1919—1920, S. 1—32.

Bald füllt sich das Innere des Rotatoriums mit Pilzschläuchen, deren Umrisse, mit der steigenden Desorganisation der inneren weichen Organe des Tieres, immer deutlicher werden. Von einem gewissen Moment an, fängt die Entwicklung des vegetativen Mycels an. Dieses ist höchst eigentümlich. Gewöhnlich besteht es aus einer stammartigen, nicht langen Hyphe, die fast immer im Munde des Tieres aufsitzt und auf seinem manchmal geschwollenen Scheitel kurze, dickere Verzweigungen trägt. Die letztgenannten haben ein beschränktes Wachstum und stellen die Fangorgane des Pilzes vor (Fig. 1). Ihre Zahl schwankt von 1 bis 5—6, selten mehr. Sie zeigen sich als gerade oder etwas gebogene starre, bis 0,1—0,15 mm lange und bis 8 μ breite Schläuche. Wie im Anfange gesagt, die Enden der Schläuche sind verengert, und von stark lichtbrechender, homogener Substanz erfüllt. Die Verengerung am Ende tritt im letzten Moment ihrer Entwicklung auf.



Fig. 1. Im Innern des Rotatoriums (Monostyla) Nährmycel, außen vegetatives Mycel, Fangorgane darstellend.

Das Mycelium bleibt unseptiert.

Entweder parallel mit der Mycelausbildung oder nachher beginnt aus dem Schwanzausschnitt des Rotatoriumpanzers eine neue Hyphe herauszuwachsen. Jetzt verwandeln sich die Schläuche, die das Innere des Tieres füllen, in ein einziges, undifferenziertes Zoosporangium. Die Durchbrechungshyphe öffnet sich an der Spitze und alle Sporen (bisher in einer Reihe stehend) treten ohne Cilien durch diese einzige Öffnung hervor. Sie bilden eine Hohlkugel an der Mündung der Durchbrechungshyphe und umgeben sich hier mit einer festen Membran (Fig. 2, 3, 4, 5). Aus dieser schlüpft dann der zweicilige Schwärmer fertig hervor, um nach gewisser Schwärmzeit zur Ruhe zu kommen. Wieder nach gewisser Zeit bildet die Spore einen sehr kurzen Keimschlauch, oder nennen wir ihn besser Infizierungsschlauch.

Die leeren Zysten sind bis 10 μ im Durchmesser.

Oogonien (Fig. 5) terminal, auf speziellen längeren Hyphen, von diesen durch Membran getrennt. Die Oogonienwand zeigt große, stumpfe Aussackungen, wie das z. B. bei einigen Aphanomyces und Saprolegnia der Fall ist. Nur eine kugelige Oospore (bis 22 μ im Durchmesser) in jedem Oogon. Ihre Keimung ist noch unbekannt. Nach den

bisherigen Beobachtungen scheint bei diesem Pilze Apandrie zu herrschen.

Der Pilz war nur an bestimmten Stellen im Kulturgefäß zu finden, und zwar epiphytisch auf Cladophora, an deren Fäden er eine besondere Lage einnimmt. Das infizierte Tier ist mit dem Kopfe immer den Algenfäden zugekehrt und die dornartigen Myceläste ragen frei nach verschiedenen Richtungen ins Wasser. Mehrere Dutzend von

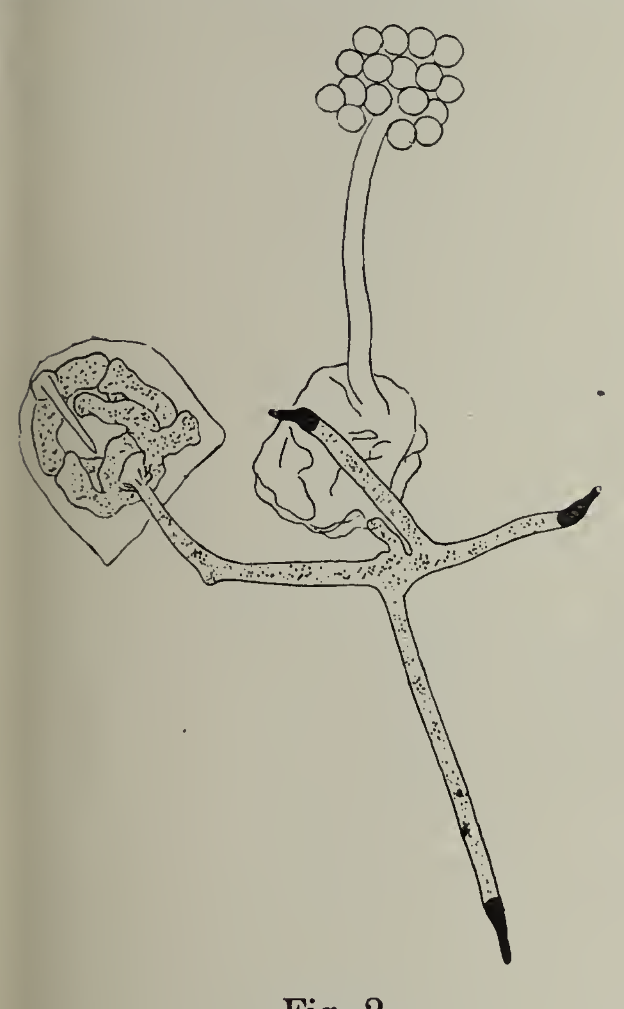


Fig. 2.

Fig. 2. Links ein frischgefangenes Tier mit hineingedrungener Fanghyphe. Rechts das zuerst infizierte Tier mit leeren Zoosporangien darin, an der Mündung der Durchbrechungshyphe leere Zysten. (Die Abbildung bei kleinerer Vergrößerung gezeichnet als die übrigen Figuren).



Fig. 3.

Fig. 3. Oben Rädertier vom Pilz gefangen. Zoosporenbildung. *A* — die Stelle, wo das zuerst infizierte Tier hing (bei der Präparation weggefallen).

solchen Exemplaren wurden zu allen Jahreszeiten, die Monate Juli, August ausgenommen, beobachtet.

Die Funktion der dornartigen Äste des vegetativen Mycels wurde klar, als sich mehrere Fälle, wie die auf Fig. 2, 3, 4, 5 abgebildeten,

vorfanden, bei denen tote Rotatorien an den erwähnten Hyphen hingen. Noch ausschlaggebender für die Lösung des Rätsels war aber der Anblick mit dem Munde frischgefangener, lebendiger Tiere, die vergebliche Versuche, sich zu befreien, machten. Im Körper des gefangenen Rädertieres wiederholt sich jene Entwicklung (Fig. 3, 4), die wir bei dem zuerst infizierten Opfern mittels gekeimten Sporen schon kennen. Ein Unterschied besteht nur darin, daß neue Mycelzweige nicht auf dem Scheitel eigener stammartiger Hyphen auftreten, sondern irgendwo auf der Länge der ihre Rolle ausgespielten Fanghyphe. Diese Art der Mycel-

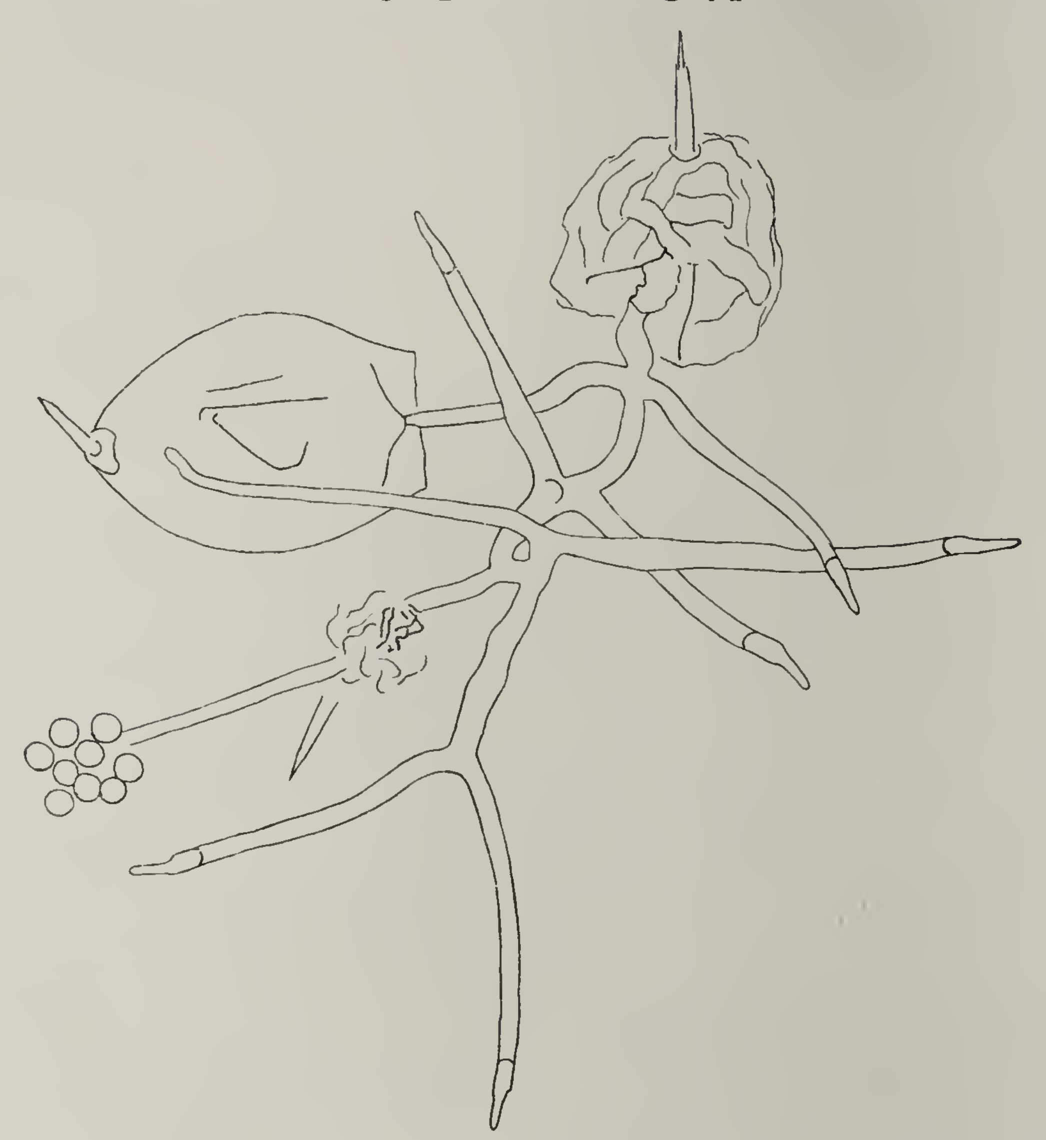


Fig. 4. Habitusbild eines Mycels mit drei daranhängenden, nacheinander gefangenen Rotatorien. Inhalt beim Zeichnen weggelassen.

ausbildung führt häufig dazu, daß mehrere (5—6) gefangene Tiere durch einen unentwirrbaren Mycelknäuel verbunden bleiben.

Was die systematische Stellung des Pilzes anbelangt, so gehört er zweifellos zu der Familie Saprolegniaceae, und nach Art und Weise, wie bei ihm Schwärmsporen und Oogonien ausgebildet werden, der Gattung Aphanomyces sehr nahe steht.

Durch die anderen, oben angeführten Merkmale, aber besonders durch die Gestalt seines vegetativen Mycels, durch seine nicht differenzierte Schwärmsporensporangien und die seltsame

Lebensweise erweist sich unser Pilz als eine neue, in verschiedenen Beziehungen sehr interessante Gattung, für welche ich zu Ehren des verstorbenen Entdeckers von Zoophagus insidians[1]) (einen Pilz von demselben biologischen Typus) den Namen Sommerstorffia vorschlagen möchte. Die Artbenennung ist mit Berücksichtigung auf die spezielle Form der Fangorgane ausgewählt[2]).



Fig. 5. Ein Pilzexemplar mit Zoosporangien und Oogonien.

Fundort des Pilzes: ein Tümpel beim Dorfe Dragitschewo (in der Umgebung von Sofia, Bulgarien).

---

1) Sommerstorff H., Ein Tiere fangender Pilz (Zoophagus insidians, nov. gen., nov. spec.), Österr. bot. Zeitschrift, LXI. Jahrg., 1911, S. 361—373.

2) Zur Beurteilung der Beziehungen zwischen den beiden, bisher bekannt gewordenen Rädertiere fangenden Pilze Zoophagus insidians und Sommerstorffia spinosa, sei noch etwas über die Fortpflanzungsweise von Zoophagus insidians beigefügt, die sonst sehr ausführlich in meiner, im Anfange zitierten Abhandlung dargestellt ist.

Die Schwärmsporensporangien bei Zoophagus insidians sind ebenso nichtdifferenziert und entstehen im Innern des gefangenen Tieres. Aber gerade wie bei gewissen Pythium-Arten der noch ungeteilte Inhalt des Sporangiums in eine kugelige Blase entleert wird, aus welcher sich die Schwärmsporen bilden. Die Schwärmsporen sind diplanetisch. Auch Fortpflanzung mit spindelförmigen, von Mycel trennbaren Gemmen (am Ende von Pilzhyphen entstehend) wurde von mir beobachtet.

Experimentelle Untersuchungen über Entwicklung und Formbildung von Ceratium hirundinella O. F. Müller.

Von **G. Huber**, Dr. med. et phil. in Zürich und **F. Nipkow**, Apotheker in Zürich.

Mit 20 Figuren im Text.
Nebst Inhaltsübersicht am Schlusse der Arbeit.

Experimenteller Teil[1]).

Ceratium hirundinella hat, wie die meisteu Planktonorganismen, einen schlechten Ruf als Objekt für erfolgreiche Kulturen. Da solche bei C. hir. bis jetzt überhaupt noch nie geglückt sind, wußte man über dessen Verhalten nur, was die Beobachtungen in der Natur ergeben hatten. Und das war im Grunde genommen nicht sehr viel.

Die Idee, nicht Planktonproben als Ausgangsmaterial für die Kulturen zu benützen — sie sind bisher ja nie geglückt, und einige überlebende Ceratien bedeuten noch keine Kultur —, sondern Cysten zu diesem Zwecke zu verwenden, hat sich als recht fruchtbar erwiesen. Fürs erste ist uns auf diesem Wege die Feststellung des Entwicklungsmodus von C. hir. gelungen, wovon der I. Teil dieser Arbeit[1]) handelt, weiterhin konnten wir mit unseren Ceratienkulturen eine Reihe von Versuchen vornehmen, die einige nicht unwichtige Einblicke in das Formbildungsproblem zu tun gestatten.

Da wir hier vom experimentellen Standpunkte aus vollkommenes Neuland betraten, galt es vorerst einmal, die Beziehungen von Ceratium zu bestimmten natürlichen Faktoren, wie Temperatur, Licht, mechanische Erschütterung, Wohnmedium usw. festzustellen, wobei wir besonders die verschiedenen Varianten, die von den „alltäglichen" Lebensbedingungen mehr oder weniger abweichen, durchzuprüfen hatten, um die Reaktionsbreite kennen zu lernen. Dabei war unser Bestreben, uns vorerst möglichst wenig von den natürlichen Faktoren zu entfernen. Bei den

---

1) Ein erster, allgemein morphologischer Teil über dieses Thema ist bereits in „Zeitschrift für Botanik" 1922, 14. Jahrg., H. 5 von den gleichen Autoren veröffentlicht worden. Vorliegende Abhandlung bildet die Fortsetzung jener Arbeit.

Temperaturversuchen kam es uns darauf an, festzustellen, wie Ceratium gegenüber „tiefen“ und „hohen“ Temperaturen (immer im Sinne der biologischen Skala gesprochen) sich verhalte. Bei den Lichtversuchen interessierte uns das Verhalten gegenüber bestimmten Lichtquali- und -quantitäten; bei den Versuchen mit Lösungen war die Fragestellung die: welcher Art muß das Nährmedium sein, alkalisch oder sauer, mineralisch oder organisch, und wie reagiert das Versuchsobjekt gegenüber bestimmten Salzlösungen?

Es war geradezu verblüffend, zu sehen, welcher Proteuscharakter in C. hir. schlummert. Einen Begriff hiervon haben uns ja auf normalem und pathologischem Gebiete die Arbeiten der letzten Jahre schon gegeben. Was nun aber die Experimente gezeigt haben, überstieg unsere Erwartungen. Als allgemeine Regel kann gelten, daß C. hir. auf alle ihm zugemuteten veränderten Lebensbedingungen prompt antwortet und zwar recht häufig in durchaus charakteristischer Weise. So sahen wir denn bald, daß wir unser Augenmerk zu richten hatten auf Verzögerung oder Beschleunigung in der Keimungszeit, auf die Art der Ausbildung oder Unterdrückung bestimmter Hörner, auf die Wirkung erhöhten Innendrucks usw. Es stellten sich oft merkwürdige Kombinationen solcher Erscheinungen ein. Auf gewisse Versuchsanordnungen reagiert C. hir. ausschließlich durch Bildung von Formanomalien. Formabweichungen sind bei C. hir. überhaupt ein Gradmesser für die Stärke des Einflusses einer veränderten Lebensbedingung. Es besteht hierin gewissermaßen eine Proportionalität: je mehr der Einfluß sich von der natürlichen Bedingung entfernt, desto mehr entfernt sich auch die Ceratiengestalt von der natürlichen Form.

Noch einige Bemerkungen hinsichtlich der Kulturen selbst. Über die Art der Anlage ist im I. Teil berichtet worden; spezielle Versuchsanordnungen werden bei den einschlägigen Kapiteln angegeben. Wir heben hervor, daß es sich nicht um Reinkulturen handelt. Das mag manchen, der an solchen besondere Freude hat, etwas enttäuschen. Die Herstellung von Reinkulturen lag aber auch gar nicht in unserem Plane; denn wir sagten uns, daß wir für das Studium der Entwicklungsgeschichte oder bestimmter Formveränderungen vorderhand gar keine Reinkulturen nötig hatten. Die Ergebnisse des I. Teiles[1]) dürften die Berechtigung dieses Standpunktes bewiesen haben. Zudem ist der Tiefseefaulschlamm in 100—140 m Tiefe stellenweise so organismenarm, daß wir oft neben den gewünschten Ceratien nur wenige Fäden von

1) loco cit.

Melosira islandica oder einige Exemplare von Stephanodiscus Hantzschii oder Peridinium cinctum sich entwickeln sahen, die nie zum mindesten störend in die Erscheinung traten. Hier und da kamen unsere Kulturen (je nach der zufälligen Entnahmestelle) speziesreinen Kulturen gleich.

A. Versuche über den Einfluß der Temperatur auf Entwicklung und Formbildung von Ceratium hirundinella.

1. Der Einfluß der Temperatur auf die Keimungsgeschwindigkeit verschiedenaltriger Cysten.

Dank der im Tiefenschlamm des Zürichsees vorkommenden deutlichen Jahresschichtung, die sich ausprägt durch den regelmäßigen Wechsel einer schwarzen, Schwefeleisen enthaltenden Herbst-Winter- und einer grauen, Kalziumkarbonat führenden Sommerschicht, sind wir in der glücklichen Lage, durch sorgfältiges Freipräparieren jede gewünschte Jahresschicht bloßzulegen und in ihr nach Ceratiencysten zu suchen.

Cysten aus den Herbstschichten von 1914 bis 1920[1]) wurden in der im I. Teil[2]) angegebenen Weise in Brunnenwasser bei verschiedenen Temperaturen gezüchtet, und zwar eine

I. Serie bei einer Temperatur von 10—12° C,
II. „ „ „ „ „ 18° C.

Die (Mitte März 1921) angesetzten Kulturen ergaben die in folgender Tabelle zusammengestellten Resultate:

		Auskeimung nach ca.		Auskeimung nach ca.
1914	bei 18° C	6—8 Tagen[3])	bei 10—12° C	10—12 Tagen
1916	„ „	5 „	„ „	9 „
1917	„ „	4 „	„ „	8 „
1918	„ „	3 „	„ „	7 „
1919	„ „	2 „	„ „	5 „
1920	„ „	2 „	„ „	4—5 „

---

1) Mit Ausnahme von 1915, wo die Cysten in dem betreffenden Schlammprofil fehlten.

2) Huber, G. und Nipkow, F., Experim. Untersuchungen über die Entwicklung von Cerat. hirundinella O. F. M. Zschr. f. Bot. 1922, H. 5, p. 341.

3) Die Angaben „nach 6—8 Tagen“ sind so zu verstehen, daß nach dieser Zeit das Ausschlüpfen einer größeren Zahl von Ceratien (bzw. die Anwesenheit von Gymnoceratien) beobachtet wurde. Natürlich gibt es immer etwelche Nachzügler. Die von uns angegebenen Zahlen stellen also nicht etwa Mittelwerte dar zwischen den Zeitpunkten der zu allererst und allerletzt ausgeschlüpften Individuen, sondern ungefähre Mittelwerte für das Gros der ausgeschlüpften Individuen.

Aus dieser Tabelle ergeben sich bemerkenswerte Zusammenhänge zwischen Alter und Keimfähigkeit der Cysten einerseits, sowie zwischen dem Einfluß der Temperatur und der Keimungsgeschwindigkeit der Cysten andererseits:

1. $6^1/_2$jährige Cysten von C. hir. sind noch keimfähig; ältere Jahrgänge zeigten nur noch inhaltslose Cysten.

2. Das Verhalten verschiedenaltriger Cysten bei gleicher Temperatur ist folgendes: Die Keimung der Cysten älterer Jahrgänge beansprucht bei einer bestimmten Temperatur (z. B. bei 18°) mehr Zeit als diejenige jüngerer. — Bei den Cysten von 1917, 1918, 1919 erfordert jeder um 1 Jahr ältere Jahrgang bei 18° je 1 Tag mehr zu seiner Entwicklung (bis zur Auskeimung), also: 4, 3, 2 Tage). $1^1/_2$jährige Cysten beanspruchen für ihre Keimung ungefähr die gleiche Zeit wie $^1/_2$jährige: Cysten also aus der vorletzten Vegetationsperiode sind noch ebenso intensiv lebens- und reaktionsfähig, wie Cysten aus der letzten Vegetationsperiode[1]).

3. Das Verhalten gleichaltriger Cysten bei verschiedener Temperatur. Die Temperatur hat auch insofern einen ganz bedeutenden Einfluß auf die Keimungsgeschwindigkeit der Cysten eines und desselben Jahrganges, als höhere Temperaturen den Keimungsvorgang beschleunigen, niedrige ihn verlangsamen. Cysten von 1917 z. B. keimen bei 18° nach 4 Tagen, bei 10—12° aber erst nach 8 Tagen (Verzögerung um 4 Tage). Bei jüngeren Cysten, z. B. von 1919, ist diese Verzögerung kleiner (bloß 3 Tage).

Diese Beobachtungen gestatten also, allgemein gesprochen, auch einen Blick in die Abnahme der Vitalität solcher Dauerkeime[2]). Wie langsam muß in diesen jahrelang schlummernden Ruhestadien die Atmung vor sich gehen; wie fast unfaßbar ökonomisch erscheint uns der Verbrauch an Plasma und Reserven zur Erhaltung dieses latenten Lebens!

Angaben über Alter und Keimungsfähigkeit der Ceratium- und Peridiniumcysten sind uns aus der Literatur nicht bekannt. Auf jeden

---

1) Auf Grund dieser Beobachtung und auch deswegen, weil die Schicht von 1919 deutlicher ist als diejenige von 1920 haben wir fast alle Versuche an Hand des Materials von 1919 gemacht; Parallelversuche mit Material aus dem Jahrgang 1920 ergaben meist Übereinstimmung der Resultate.

2) Schon im I. Teile unserer Abhandlung (p. 340) haben wir auf die bemerkenswerten Unterschiede aufmerksam gemacht, die sich hinsichtlich Alter und Keimungsfähigkeit zwischen den Peridinium cinctum-Cysten und denjenigen von C. hir. feststellen ließen. Wir wollen jene Angaben noch ergänzen, indem wir auch von P. cinctum zum Vergleiche eine der obigen ähnliche Beobachtungsreihe hier anfügen,

Fall erlaubt die von uns angewandte exakte Methode der Altersbestimmung der Cysten an Hand der Jahresschichtung zum ersten Male genaue Schlüsse. Nach den älteren Methoden der Schlammgewinnung vom Grunde (Dredgen, Schlammsammlern usw.) bekommt man ein Durcheinander, das natürlich über das Alter der Dauerkeime gar keinen Aufschluß zu geben vermag.

Nach unseren Erfahrungen ist der schwarze Tiefsee-Kaltwasserfaulschlamm ein gutes Konservierungsmittel für die Ceratiencysten. Der Aufenthaltsort dieser letzteren am Seegrunde ist scharf charakterisiert: sie sind eingebettet in FeS-haltigen Kaltwasserfaulschlamm. Die hier herrschende Temperatur ist ziemlich konstant 4—5° C; es besteht über den obersten Schichten des Schlammes ein sehr hochgradiger O_2-Mangel, der in den tieferen Schichten ein absoluter sein dürfte. Zudem herrscht hier ein wohl völliger Lichtmangel, sowie ein Wasserdruck von über 10 Atmosphären.

---

die leider deswegen unvollständig ist, weil diese Peridinee sehr viel seltener vorkommt als C. hir.

Herbst	1919	1917	1916	1915	1914	1913	1912—09	1906	1904
Temp. 18° C. Keimung nach	4				6				Tagen
Temp. 10° C. Keimung nach		6	7	6	11	9	9	10	12 Tagen

Aus diesen tabellarischen Angaben ist für Peridinium folgendes festzustellen:

1. Bei P. cinctum beträgt die äußerste Grenze der Keimfähigkeit der Cysten 16½ Jahre; sie sind also sehr viel widerstandsfähiger als die Ceratiumcysten.
2. Die Peridiniumcysten keimen langsamer als die Ceratiumcysten.
3. Auch für Peridinium cinctum gilt die „Wärmeregel“, daß höhere Temperaturen die Keimung beschleunigen, tiefere Temperaturen diese verlangsamen.

Schon ein Unterschied von 8° (s. Jahrgang 1914) kann ganz erhebliche Verlangsamungen bewirken (in diesem Falle 5 Tage).

Die Peridiniumcysten sind durch ihre kuglige Gestalt, mit glatter, fortsatzloser Cystenhülle sehr gut von den schon im I. Teil beschriebenen typischen Ceratiumcysten zu unterscheiden. Die Cystenwand ist etwas dicker als bei Ceratium. Möglicherweise beruht die größere Widerstandsfähigkeit der Peridiniumcysten auch noch auf chemischen Verschiedenheiten der Cystenhülle im Verein mit besonderen vererbten Eigenschaften des Plasmakörpers.

Also gewiß ein höchst eigenartiges Wohngebiet. Mit dem sapropelischen Faulschlamm im Sinne Lauterborns[1]) ist der Tiefsee-Kaltwasserfaulschlamm nicht identisch. Ein wichtiger Unterschied z. B. ist der, daß freier H_2S in letzterem nicht vorhanden ist; weil er möglicherweise schon in statu nascendi von dem stets anwesenden Eisen sofort gebunden wird. Der in Rede stehende Tiefsee-Kaltwasserfaulschlamm im Sinne Nipkows ist durchsetzt von einem hohen Prozentsatz organogenen Kalkes. Dieser Faulschlamm wäre als eine Art Kalksapropel[2]) zu bezeichnen. Im Lauterbornschen Faulschlamm, der O_2-arm und H_2S-reich ist, büßen nach den Angaben dieses Autors die zu Boden sinkenden Dauerstadien (Cysten, Dauereier) ihre Entwicklungsfähigkeit bald ein. Seine Biocönose ist eine in vieler Hinsicht von derjenigen des Tiefsee-Kaltwassersapropels verschiedene.

So tritt denn eine Frage, oder besser ein Fragenkomplex, immer mehr in den Vordergrund: Warum schlüpfen in dieser Tiefe von 100 bis 135 m die Cysten überhaupt nicht mehr aus? Schlüpfen sie nicht aus wegen der Tiefe der Temperatur oder infolge des Mangels an Licht oder wegen des mangelnden Sauerstoffs oder wegen der Kombination einzelner oder aller dieser Faktoren? Spielt der Wasserdruck oder der osmotische Druck eine Rolle? Warum bleiben überhaupt die Cysten in diesem Medium noch so lange lebensfähig? — Wir kommen auf diese Fragen am Schlusse des experimentellen Teiles zurück.

2. Über die Keimfähigkeit und Reifungszeit frisch abgesetzter Cysten.

Nachdem die soeben geschilderten Versuche mit Cysten aus verschiedenen Jahrgängen einige interessante Einblicke in den Zusammenhang von Alter und Keimfähigkeit sowie Temperatur und Keimungsgeschwindigkeit ergeben hatten, beschäftigten wir uns noch mit der Frage: Wie verhalten sich frisch abgesetzte Cysten hinsichtlich ihrer Keimungsfähigkeit?

Im Herbst 1921 bot sich gute Gelegenheit, mit frisch aus dem Plankton abgesetztem Cystenmaterial zu experimentieren. Die Kulturen wurden sämtlich bei 18° C in Brunnenwasser angesetzt. Die Prüfung der Keimfähigkeit ergab folgendes:

1. Ca. $1^1/_2$ Monate alte Cysten zeigen starke Verzögerung in der Keimung. Die ersten Keimlinge (Gymnoceratien) schlüpfen nach

1) Lauterborn, R., Die sapropelische Lebewelt. Heidelberg 1915.

2) Potonié, H., Klassifikation und Terminologie der Humus- und Sapropel-Gesteine. — Ders., Eine Klassifikation der Kaustobiolithe. Sitz.-Ber. preuß. Ak. Wiss. 1908.

4×24 Stunden aus. Am 6. Tage jedoch sind noch zahlreiche unentwickelte Cysten im Schlamm zu finden; ja sogar noch nach 3 Wochen. Von den am 6. Tage vorhandenen Ceratien waren: 12 % 2-hörnig, 10 % hatten verkürzte Hinterhörner; 78 % waren normal entwickelt.

2. Ca. 3 Monate alte Cysten. Das Ausschlüpfen beginnt nach 2×24 Stunden, dehnt sich aber immer noch über einen längeren Zeitraum aus. Nach 3 Wochen sind immer noch volle Cysten im Schlamm zu finden. Eine Messung an 100 Individuen ergab am 5. Tag, daß die Länge der Ceratien sich im Intervall 136—208 μ bewegte:

Länge: μ	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208
Indiv.-Zahl:	2	2	2	**10**	**18**	**20**	**18**	**16**	8	4

Davon waren: 2 % 2-hörnig; 10 % besaßen verkürzte Hinterhörner; 88 % waren normal.

3. Ca. $7^1/_2$ Monate alte Cysten. Die Keimlinge schlüpfen nach 2×24 Stunden sehr zahlreich aus. Am 4. Tag sind Cysten nur noch sehr selten im Schlamm anzutreffen. Die am 5. Tage an 100 Individuen vorgenommene Messung ergibt:

Länge: μ	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224
Indiv.-Zahl:	1	**11**	**14**	**17**	**23**	**17**	**12**	2	2	1

Davon waren 96 % normal; 3 % zeigten verkürzte Hörner, 1 % ein Gabelhorn.

Aus dem geschilderten Verhalten frisch abgesetzter Cysten (Beginn der Cystenbildung Ende September, Anfang Oktober) geht hervor, daß dieselben kurz nach ihrer Absetzung beim Keimungsversuch nicht gleich angehen, daß sehr große individuelle Schwankungen in der Keimungszeit vorkommen. Die Keimungsbereitschaft ca. $1^1/_2$ Monate alter Cysten ist also offenbar eine recht verschiedene und im allgemeinen sicher eine gehemmte. Auffallend ist das Auftreten von etwa 22 % Anomalien, wovon allein 12 % 2-hörnige Formen! Zweihörnigkeit der Ceratien und Verkürzung der Hinterhörner deutet wahrscheinlich auf eine Störung in der Bilanz verfügbarer Stoffe hin, wie wir das im Verlaufe unserer weiteren Darstellung noch verschiedentlich wahrzunehmen in der Lage waren. — Besser gestalten sich die Verhältnisse bei ca. 3 Monate alten Cysten, sowohl im Hinblick auf die Keimungsgeschwindigkeit, als auch auf die Morphologie der ausgebildeten Formen (nur noch 12 % Anomalien).

Nach einer $7^1/_2$monatigen Ruheperiode der Cysten finden wir „normale“ Verhältnisse, d. h. kurze Keimungszeit (ca. 2 Tage) bei einem

Iaximum normal entwickelter Ceratien (96 %). Diese Zeit von 7½ Monaten d. h. vom Oktober bis April) entspricht der Ruhezeit, die die Cysten m Zürichsee regelmäßig durchmachen müssen; im Winter kommt Ceratium m Plankton dieses Sees nur selten vor.

Wir können also feststellen, daß unsere Ceratiencysten eine Ruheperiode durchmachen, innerhalb welcher eine „Reifung“ erfolgt, bis lie nötige Keimungsbereitschaft erreicht ist, Verhältnisse, die in dem peziellen Rahmen natürlich auf Vererbung beruhen müssen. Eine Jnterbrechung der Reifezeit erzeugt zum Teil Anomalien beim Keimen ınd in der Formausbildung, oder der Cysteninhalt reagiert überhaupt ıicht. Eine Vergleichung der Messungen vom 3. und 7. Monat ergibt ine Vergrößerung der Ceratien zugunsten des 7. Monats, also der reiferen“ Cysten (mit einem Hauptgipfel bei 184 μ, gegenüber 176 μ m 3. Monat).

3. Das Ergebnis der Kulturversuche bei 4—7°.

Erst nach 4 Wochen waren vereinzelt die ersten Gymnoceratien und in der 5. Woche auch einzelne Präceratien nachzuweisen, was gegenüber der Kultur von 18 oder gar 26° C eine sehr erhebliche Verlangsamung der Keimung edeutet. Die beobachteten Keime entsprechen den im nächsten Kapitel ingehend behandelten Kälteanomalien. Wir müssen noch hervorheben, laß die Kulturen sich im Dunkeln befanden. Durch spezielle Dunkelulturen haben wir aber nachgewiesen, daß Lichtmangel die Keimung, venigstens bei 18° C, nicht verzögert, und durch eine Anzahl vergleichender Untersuchungen konnten wir feststellen, daß es nur die Temperatur ist, welche die Keimung hintanhält oder beschleunigt.

Bei diesem Versuch kam es uns lediglich darauf an, die verangsamende Wirkung der tiefen Temperatur auf die Keimung festustellen. Da besonders die mikroskopische Untersuchung der Kaltvasserkeime auf dem Objektträger darauf Rücksicht nehmen muß, daß ich die Keime in dem sich erwärmenden Wasser rasch deformieren der absterben, und da das Arbeiten in einem so kalten Raume auf lie Dauer nicht angeht, haben wir von genaueren Beobachtungen an liesen Keimen für dieses Temperaturintervall abgesehen.

4. Das Ergebnis der Kulturversuche bei 7—9°.

Wir haben gesehen, daß in Brunnenwasser-Tageslichtkulturen bei 15—18° C die Cysten sich zu gut ausgebildeten Ceratien entwickeln; vobei nur ein sehr geringer Bruchteil der Individuen abnormale

Bildungen (gegabelte Hörner) aufweist. Anders verläuft die Entwicklung der Ceratien, wenn die Cysten bei einer Temp. von 7—9° in Brunnenwasser am Tageslicht gezüchtet werden[1]). Einmal brauchen die Cysten längere Zeit zu ihrer Keimung: War die für 15—18° C normale Keimungsdauer (d. h. die Zeit von der Einleitung der Keimungsvorgänge bis zum Austritt des Gymnoceratiums) ca. 44 Std., so beträgt diese Zeit nun ca. 7 Tage, also das 3—4fache. Auch der Austritt des Keimes selbst, der bei 15—18° C 1—2 Min. in Anspruch nimmt, dauert länger: 5—6 Min. Temperaturerniedrigung verursacht also Verlangsamung des Keimungsprozesses.

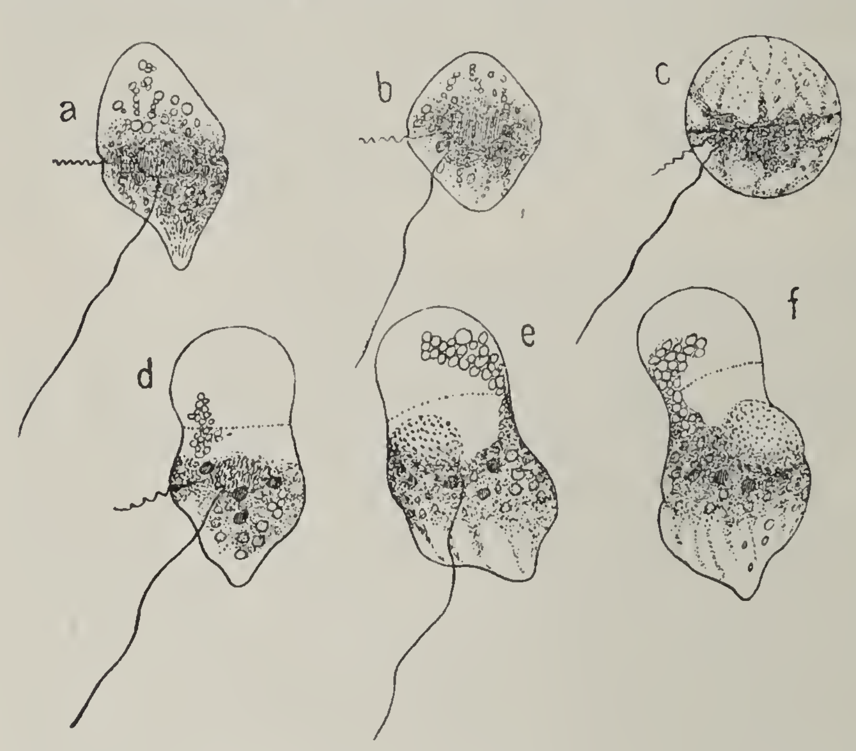


Fig. 1. Gymnodiniumstadium von Ceratium hirundinella (Gymnoceratien), aus der Kältekultur 7—9° C.

a Annähernd normales Individuum; Vorderteil etwas aufgedunsen. Querfurche sehr seicht, so daß Quergeißel abstehend. Die beiden Geißeln nehmen ihren Ursprung aus unmittelbarer Nähe des Kerns. Chromatophoren hauptsächlich in der Gegend der Querfurche und des Hinterteils der Zelle.

b Individuum von mehr rhombischer Gestalt. Sonst wie a.

c Kugelförmiges Gymnoceratium, ohne Querfurche. Retikuläre Anordnung des Plasmas. Maximaler Innendruck. Durchmesser 56 μ.

d—f Blasenförmige Auftreibung des Apikalteils. Kern aufgequollen. Plasmastränge im Antapikalteil. Die halsförmige Einziehung am Apikalteil coïncidiert nicht genau mit der Querfurche, wie schon aus der Insertion der Quergeißel bei d hervorgeht.

Eine weitere auffallende Beeinflussung der Temperaturerniedrigung ist nun aber ganz besonders beim Gymnodiniumstadium sichtbar. Nur ein äußerst geringer Bruchteil der Ceratien in diesem Stadium (Gymnoceratien) zeigt eine anscheinend normale Gestalt; die überwiegende Mehrzahl weist Veränderungen auf, die sowohl in der Anordnung der Bestandteile im Zellinnern, als ganz besonders in der äußern Gestalt zum Ausdruck kommen.

Fast alle Gymnoceratien zeigen ein gedunsenes Aussehen. Manchmal läßt der äußere Umriß die Gymnodiniumgestalt noch deutlich erkennen (Fig. 1a), aber die Querfurche ist seicht und oft kaum an-

1) Die Fläschchen mit der Kultur wurden in ein größeres Wasserbecken gestellt und die Temperatur durch Beigabe von Eis konstant auf 7—9° C gehalten.

;edeutet, so daß die Quergeißel in ihr keinen Platz mehr indet und als freie Geißel zutage tritt. Diese ist dann stets an der fein undulierten Form, die ihr offenbar stets eigen ist, kenntlich; sie schwingt im allgemeinen auch etwas rascher und in mehr undulierender Weise als die stets deutlich entwickelte Längsgeißel, die usholendere Bewegungen macht. Die Quergeißel ist immer kürzer als lie Längsgeißel — und, merkwürdig, was wir beim normalen Ceratium n keinem Stadium sehen, das gewahren wir bei günstiger Lage der Verhältnisse an diesen pathologischen Formen: die Längs- und die Quergeißel nehmen ihren Ursprung vom Zellkern, bzw. us dessen unmittelbarer Nähe. Dieser liegt unter der Querfurche, nehr gegen den antapikalen Teil hin gelagert[1]). Neben diesen soeben beschriebenen Formen finden sich mehr rhombische Individuen mit abgerundeten Ecken, fast völlig verstrichener Querfurche und den beiden freien Geißeln (50 μ Dm.) (Fig. 1 b). Der Kern liegt hier völlig zentral. Endlich bemerken wir auch vollständige Kugelformen (56 μ Dm.), ohne jede Andeutung der Querfurche; nur die beiden Geißeln sind sichtbar. Wer würde in dieser Kugelform das Gymnodiniumstadium von Ceratium wiedererkennen? Und doch führen alle möglichen Übergänge gleitend zu dieser Form, in gewissem Sinne einer Grenzform hin (Fig. 1 c).

Eines haben alle diese Formen gemeinsam: die Chromatophoren sind fast ausschließlich auf den antapikalen Teil und die Gegend der Querfurche verteilt, bzw. hier angehäuft; der apikale Teil ist in der Regel farblos und enthält mehr oder weniger Fetttröpfchen. Bei den Individuen mit rhombischer oder mit Kugelgestalt tritt im apikalen Teil häufig eine grobmaschige Anordnung von Plasmasträngen, zwischen denen Fetttröpfchen liegen, zutage.

In derselben Kultur finden sich aber noch viel auffälligere Formen von Gymnoceratien als die soeben beschriebenen (Fig. d—f). Sie zeigen die merkwürdige Eigenschaft, daß der Apikalteil zu einer farblosen kugligen Blase aufgetrieben ist, in der zum Teil noch Reste von Fetttröpfchen und hier und da ein Plasmastrang zu erkennen sind. Der Antapikalteil ist weniger deformiert und enthält auch hier die Chromatophoren und einen Teil des Reservefettes, sowie den stark aufgequollenen, meist breitovalen, hier und da kugligen Zellkern. Die Querfurche ist oft kaum sichtbar oder so seicht, daß die Quergeißel

1) Auch Wesenberg (Plankt. Investig. 1908, p. 57) sagt, daß er (bei ausgebildeten Ceratien) die Längs- und die Quergeißel zusammen „in der Nähe des Kerns“ (an seiner linken Seite) entspringen sah.

lose absteht. Diese Formen sind beträchtlich größer als die zuerst beschriebenen. (z. B. 72 μ Länge, 48 μ Breite, ja sogar 90—100 μ Länge, bei 50 μ Breite).

Nicht weniger überraschend sind die Formen des Präceratium- und Ceratiumstadiums. Manche dieser soeben beschriebenen Gymnoceratien gehen rasch zugrunde, manche aber entwickeln sich im Praeceratiumstadium in pathologischer Weise weiter, um dann als Präceratien ebenfalls einzugehen; ein Bruchteil entwickelt sich über dieses Stadium hinaus zu Ceratien, die aber ebenfalls ganz pathologische Formen darstellen.

Die Praeceratien sind, da sie ja aus gymnodiniumartigen Formen hervorgehen, sämtlich ebenfalls etwas gedunsen. Das Praeceratiumstadium ist, wie wir schon früher ausgeführt haben, jenes Stadium,

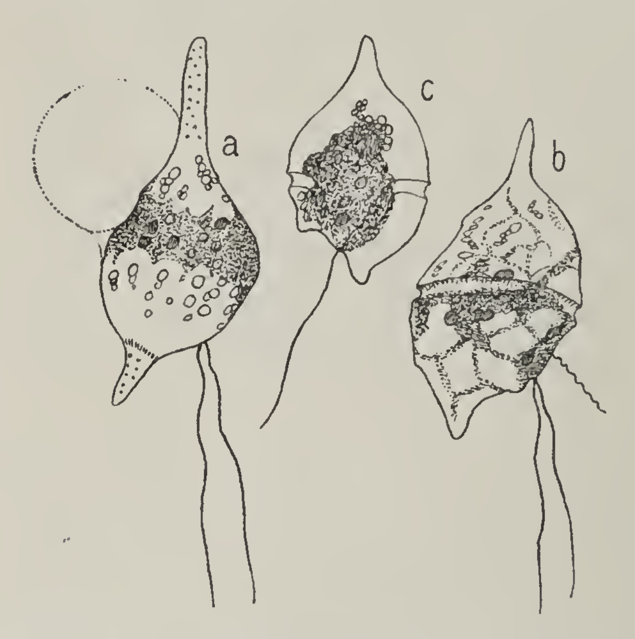


Fig. 2. Praeceratien von Cerat. hirundinella. Kultur von 7—9° C.

a, b Zwei stark gedunsene, zweihörnige Formen; r. Hinterh. fehlt. a ohne, b mit Querfurche, aus der die Quergeißel infolge Abreißens herausgetreten ist. Sehr auffallend ist die doppelte Längsgeißel. a Schwamm mit einer hyalinen Blase herum. Vereinzelte Fettkügelchen. Plasmastränge. Individ. a nach 8 Tagen. Masse: 110 : 56 μ.

c Zweihörniges Individuum, mit angedeutetem r. Hinterhorn. Plasmolyse (das Individ. bewegt sich trotzdem).

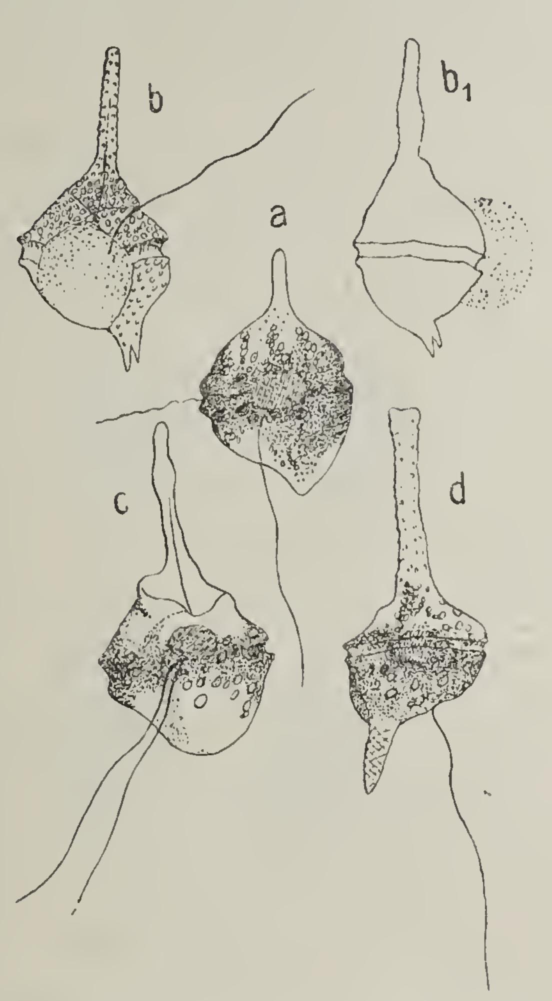
Die Panzerentwicklung ist kaum zu sehen, bei a ist eine Andeutung an den Polhörnern vorhanden, bei b u. c ist bloß die Querfurche ausgebildet, sonst keine Tafelzeichnung. Stehenbleiben auf dieser Stufe ist häufig zu beobachten.

in dem die Hornanlagen weiter entwickelt und zusammen mit dem übrigen Zelleib bepanzert werden. In dieser 7—9° Kultur finden nun in der Hörneranlage sehr auffallende Störungen statt: Am häufigsten wird gewöhnlich noch ein Apikalhorn entwickelt, während von den Hinterhörnern nur noch das Antapikalhorn und sehr selten noch das rechte Hinterhorn zur Entwicklung gelangt. Manchmal fehlen aber auch beide, oder das rechte Hinterhorn ist nur als kleiner Stummel ausgebildet (Fig. 2). — Das Reservefett ist meist schon sehr reduziert und der braune Farbstoff in die Gürtelzone und den antapikalen Zellteil verlagert.

In vielen dieser Praeceratien ist, besonders in der Nähe des Zellkerns, eine lebhafte Körnchenbewegung zu sehen. Von den Geißeln ist die Längsgeißel kräftig ausgebildet. Die geschlängelte, oft ge-

:näuelte Quergeißel steht recht häufig vom Zellkörper frei ab. Nicht ;ar so selten sind Individuen mit drei Geißeln, nämlich zwei typischen ,ängsgeißeln und einer undulierten, abstehenden Quergeißel (Fig. 2b), ›der Individuen, bei denen eine Quergeißel nicht sichtbar ist, dagegen ;wei gleichlange Längsgeißeln in Erscheinung treten (Fig. 2a).

Gymno- und Praeceratien sind, dank ihres Geißelapparates, bevegungsfähig. Im Präparat (d. h. auf dem Objektträger ohne Deckglas) kommt natürlich eine Beeinträchtigung in der Lokomotion kaum :um Ausdruck. Eine solche muß aber da sein, wie aus folgender Beobachtung hervorgeht: In den Kulturen ıämlich, die normale Praeceratien enthalten



ı Praeceratium, jüngeres Stadium als a u. b von ?ig. 2. Aufgedunsener Leib. Starke Körnchenbewegung im Innern.

› u. b_1 Ceratiumstadium, zweihörnig, mit gespalenem Antapikalhorn. Panzer deutlich entwickelt, ;robe Areolierung. Die ganze Bauchplatte ist ›lasenförmig vorgetrieben (Bauchhernie). Die Körperwandung ist hier zu einer sehr dünnen Membran ausgewalzt und bedeckt das in ihr entıaltene Protoplasma. Infolge dieser Bauchhernie vird die Längsgeißel aus ihrer Richtung völlig ıach oben abgelenkt. Querfurche sehr deutlich. — b_1 Seitenansicht.

: Einhörniges Ceratium. Keine Hinterhörner. Apikalhorn dünn und unregelmäßig. Zellleib auf;etrieben. Skelett sehr dünn, Andeutung einer Felderung im Apikalteil. Zwei Längsgeißeln. Bauchansicht.

l Zweihörniges Individ. mit dicken, plumpen Hörnern, an denen Panzerzeichnung sichtbar ist. Individ. in Rückenansicht (Antapikalhorn vorıanden, rechtes Hinterhorn fehlt). Links neben lem Hinterhorn kommt ein Teil der Bauchhernie zum Vorschein.

Fig. 3. Weitere Formen von Ceratium hir. aus der Kultur von 7—9° C.

(15—18° C), findet man diese Ceratiumstadien überall im freien Wasser herumschwimmend, wo man sie mit der Lupe, ja schon von freiem Auge, bei guter Beleuchtung als feinste glänzende Punkte wahrnehmen kann; in dieser Kältekultur jedoch halten sich Prae- und Gymnoceratien stets unmittelbar über der dünnen Schlammschicht am Boden des Gefäßes auf, ohne sich beträchtlich ins freie Wasser erheben zu können.

Wir sehen also nicht bloß in der Konfiguration des Zelleibes, sondern auch in der Ausbildung und Leistung des Bewegungsapparates die tiefgreifendsten Störungen auftreten. Sicherlich beeinflußt das eine Moment das andere in

weitgehender Weise, da Formwiderstand und Bewegungsorgan von Fall zu Fall in einer bestimmten Korrelation zueinander stehen.

Ein großer Teil der Praeceratien bleibt, wie angedeutet, auf dieser Stufe stehen und verschwindet nach 2—3 Tagen aus dem untersuchten Wasser. Ein kleiner Teil jedoch vermag sich noch weiter zu entwickeln und zeigt dann die allmählich zum Ceratiumstadium hinüberführende Panzerbildung. Doch ist der Panzer in der Regel dünn, hier und da hyalin, die Platteneinteilung undeutlich oder unvollständig, die Areolierung schwach oder fehlend, so daß es oft recht schwer zu sagen ist, ob man ein Individuum des Praeceratium — oder des Ceratiumstadiums vor sich hat.

Der größte Teil der Ceratien, die im freien Wasser schwimmend oder über dem Schlamm angetroffen werden, sind Krüppelformen, traurige Zerrbilder der sonst so typischen Schwalbenschwanzalge. An den Hörnern fällt besonders eine Deformität auf, die starke

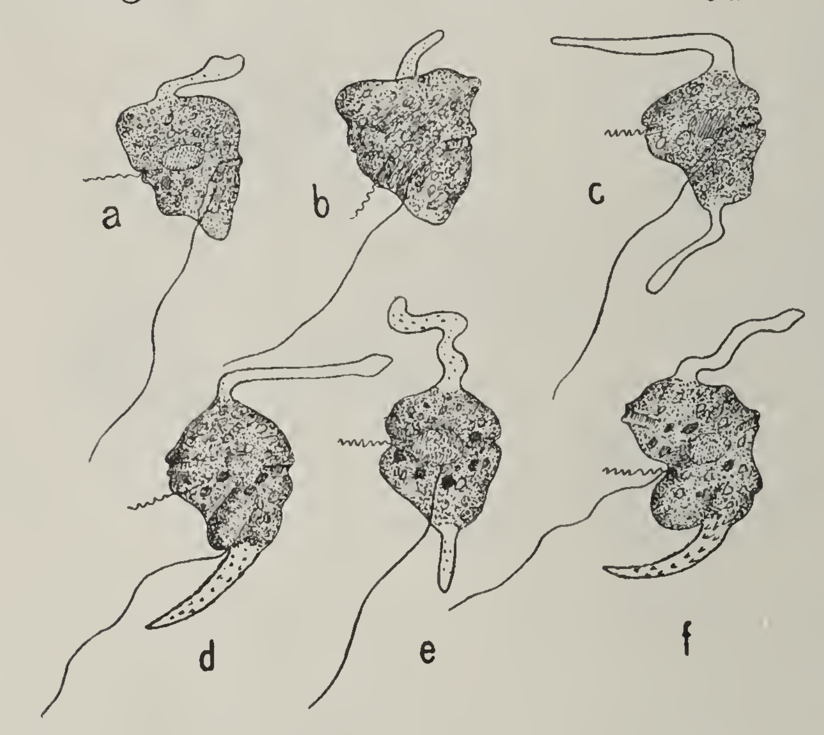


Fig. 4. Kümmerformen von Ceratium hirundinella. Aus der Kältekultur 7—9° C.

a, b Zwei Individuen mit aufgedunsenem Apikal- und relativ wenig verändertem Antapikalteil. Vorderhorn verkümmert. Querfurche seicht. Panzer sehr undeutlich. Schon als Praeceratien stark deformierte, bzw. in diesem Stadium stehengebliebene Individuen.

c—f Zweihörnige Individuen (Apikal- und Antapikalhorn). Scharfe Knickung der Polhörner. Bei d u. f „Säbelhörner" und Bauchhernien, wobei (bei f) die Längsgeißel aus ihrer Lage verdrängt ist. Quergeißel bei allen Formen frei. Hier verläuft die Bauchhernie in der „Längsfurche".

Verkürzung und Abbiegung. Das Apikalhorn ist oft ganz genau im rechten Winkel zu seiner Basis abgeknickt (Fig. 4c, d), oft stummelförmig verkürzt (Fig. 4a, b), oft wellig verbogen (Fig. 4e, f). Von den Hinterhörnern ist i. d. R. nur noch das Antapikalhorn zur Entwicklung gelangt; das rechte Hinterhorn ist merkwürdigerweise fast immer fehlend. „Kälteformen" von 7—9° sind also in der Regel zweihörnig. Nicht bloß das Vorderhorn zeigt diese merkwürdige Abknickung, auch das Antapikalhorn kann eine solche aufweisen. Kommen solche Abknickungen an demselben Individuum vor, so sind die Hörner häufig in entgegengesetztem Sinne abgeknickt,

Fig. 4d, f), wobei das Antapikalhorn meist eine eigenartige säbelörmige Verkrümmung aufweist. Auch Gabelung des stummelförmigen ntapikalhorns war in einigen Fällen zu beobachten (Fig. 3b, b_1, ersistenz der Eindellung?).

Wo die Hörner *nicht* verbogen sind (Fig. 3d), da zeigen sie ber i. d. R. deutlich anderweitige Korrelationsstörungen, die in übernäßiger Dicke (Apikalh.) oder Kürze (Antapik.) zum Ausdruck kommen. er Zellkörper ist gewöhnlich von dunkelbrauner Färbung, während ie Hörner als farblose Anhängsel dem Zelleib aufsitzen. Querfurche nd Quergeißel sind hier und da deutlich normal ausgeprägt; meist ist ber die Querfurche seicht geblieben, wobei dann die Quergeißel auch ei den ausgewachsenen Ceratien vom Körper absteht.

Selten sind die Ceratienformen, bei denen nur noch das Apikalorn, dagegen keine Hinterhörner mehr entwickelt sind (Fig. 3c). Der anzer zeigt bei solchen Individuen ebenfalls Entwicklungsstörungen.

Noch einer Merkwürdigkeit dieser Kälteformen ist zu gedenken. ast bei allen diesen tritt *in der Geißelspalte ein länglicher Vulst* hervor, welcher von der hier sehr dünnen Körperbedeckung überogen und mit Zellinhalt ausgefüllt ist, also eine Art *Hernie*, und war *eine Bauchhernie*. (Also kein gewöhnlicher Austritt nackten lasmas.) Offenbar herrscht im Innern der Zelle ein Überdruck, der m locus minoris resistentiae sich auswirkt, indem er hier die dünne nd nachgiebige Körperwandung vorschiebt (Fig. 3d, 4d, f). *Durch iesen Wulst wird auch die Längsgeißel aus ihrer Richtung nehr oder weniger abgedrängt, so daß sie eine mehr horiontale Richtung einnehmen muß* (Fig. 3b) und dann oft anz in der Nähe der Quergeißel, mit dieser zusammen schwingt Fig. 4f). *Es muß angenommen werden, daß gerade infolge ieser veränderten Stellung und Wirkung des Motors ie Hörner sich statisch anders einzustellen bemühen, vodurch Abbiegungen und Verkrümmungen resultieren. n diesen Vorgängen dürfen wir wohl den kausalen Zuammenhang zwischen veränderter Funktion von Organen nd veränderter Körpergestalt erblicken.*

Wenige Individuen zeigen in dieser Kältekultur annähernden Ceatiumcharakter; allerdings sind uns ganz normale Ceratium-Individuen n dieser Kultur nie zu Gesicht gekommen. Von den wenigstens inigermaßen gut entwickelten Ceratien jedoch ist folgendes zu sagen: *Diese Kälteformen sind keine C. hirundinella-Individuen n gewöhnlichem Sinne mehr. Sie erinnern durch ihren*

gedunsenen Körper und ihre kurzen Hörner entschieden an C. cornutum Clap. und Lachm. Dieses ist aber eine Kaltwasserform. Und so stehen wir vor dem wichtigen Ergebnis, daß wir experimentell aus einer typischen Warmwasserform — C. hirundinella — durch Abkühlung die Hauptcharaktere einer Kaltwasserform — C. cornutum — gewonnen haben. — Allerdings zeigt C. cornutum stets eine Abbiegung seines Apikalhorns nach rechts, was einer erblich fixierten Eigenschaft entspricht. Daß aber das Abbiegen des Apikalhorns bei unseren „Kälteformen" eine recht häufige Erscheinung ist, soll nochmals betont werden, ohne daß damit behauptet werden sollte, daß die Abbiegung in der Natur (also bei C. corn.) und im Experiment denselben Ursachen zuzuschreiben sei. (An den beigegebenen Abbildungen ist diese spezielle Eigenart der Abkrümmung allerdings — vielleicht aus statischen Gründen — nicht vorhanden. Aber die Figuren stellen doch eine unverkennbare Zwischenform zwischen C. hir. und C. corn. dar, die namentlich im kugeligen Zellkörper und den verkürzten plumpen Hörnern ihren Ausdruck findet[1]).

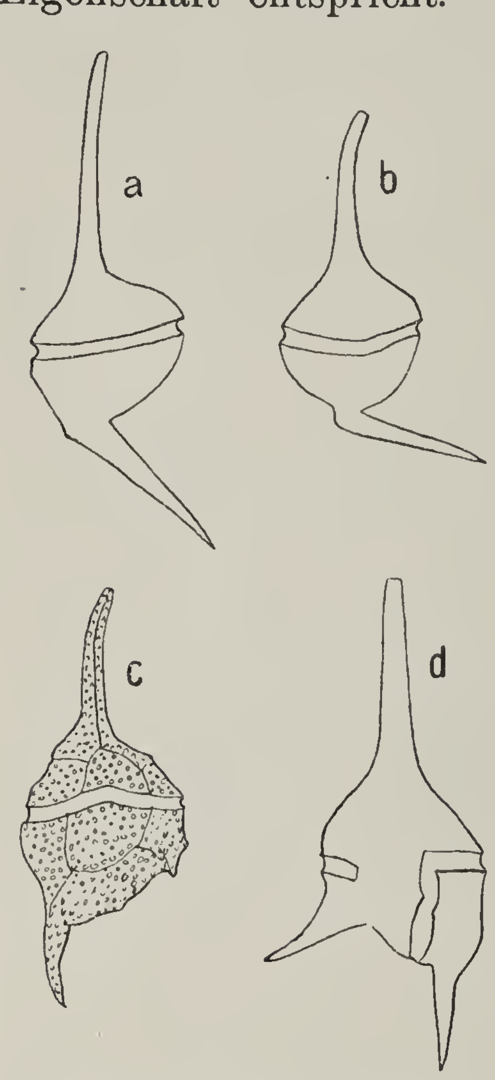


Fig. 5. Ceratiumformen aus der Kältekultur 7—9° C.

a, b Zweihörnige Individuen; das rechte Hinterhorn ist vollständig unterdrückt. Apikalteil sehr wenig deformiert. Antapikalhorn scharf nach rechts geknickt. Panzer mit Tafelzeichnung.

c Zwischenform zwischen C. hirundinella und C. cornutum, mit gut entwickeltem Panzer, plumpem Körper, kurzen Hörnern.

d Plumpe, dreihörnige Form.

Aus der Tatsache, daß es stets gelingt, aus den Cysten eine Anzahl von C. hirundinella-Individuen zu züchten und zu Formen umzuwandeln, die mit C. corn. wichtige Eigenschaften gemein haben, dürfen wir wohl schließen, daß diese beiden Ceratien eine gemeinsame Urceratiumstammform besitzen, wenn nicht gar C. hir. ein direkter

1) Es scheint fast überflüssig, noch besonders zu erwähnen, daß es sich hier durchaus nicht etwa um eine Verwechslung mit veränderten Formen von C. corn. handelt, da diese ganz andere Cysten besitzt, im Zürichsee eulimnetisch überhaupt nicht vorkommt und als Frühlings- und Sumpfform nicht in den im Herbst sedimentierten Schlamm gelangen könnte.

bkömmling von C. corn. ist. Wesenberg, Entz u. a. betonen, aß früheste Frühlingsformen von C. hir. in ihrer Gestalt oft sehr n C. corn. erinnern und wollen C. hir. direkt von C. corn. ableiten. iese Frage bedarf aber noch eingehenden experimentellen Studiums.

Teilungsvorgänge, sowie Cystenbildung wurden bei diesen aus den ysten gezogenen Ceratien in keinem einzigen Falle beobachtet. berhaupt ging die ganze Kultur nach 8—10 Tagen ein. Ihre geringere ebensfähigkeit springt also deutlich in die Augen, um so mehr, wenn an berücksichtigt, daß es uns gelang, Kulturen von 15—18° im runnenwasser, ohne irgendwelche Zusätze, 2—4 Wochen am Leben u erhalten.

Noch eine vergleichende Bemerkung über das Verhalten der örner in dieser Kältekultur (7—9°) und der Dunkelkultur bei 18° . 177ff.). Wir haben in der letzteren ebenfalls eine merkwürdige Miß-ildung der Hörner kennen gelernt, nämlich eine Verbiegung und Ab-nickung derselben. Während aber in der Kältekultur das Abknicken nd andere Deformitäten der Hörner primäre Störungen sind, ist das erhalten der Hörner bei der Dunkelkultur eine rein sekundäre rscheinung: die Hörner sind normal angelegt worden; infolge des kelettschwundes, bzw. der Skeletterweichung aber haben sie nach-äglich ihre Festigkeit verloren.

Angesichts der oben beschriebenen zahlreichen Formanomalien rhebt sich die Frage: Ist es wirklich die tiefe Temperatur, ie diese Veränderungen induziert? Wir glauben diese Frage us dem Grunde bejahen zu müssen, weil wir unter genau den leichen Verhältnissen, jedoch bei 15—18° gezüchteten ysten ganz normale Individuen erhalten. Wir haben also ier einen Organismus vor uns, der thermisch fein abgestimmt t. Bei sehr vielen einzelligen Algen, besonders Chlorophyceen, be-irken tiefe Temperaturen höchstens eine Verlangsamung der Ent-icklungsvorgänge, bei C. hir. dagegen außerdem noch mannigfache eformitäten.

Wie wirkt nun aber die tiefe Temperatur? Was wir ja eobachten, ist nur der morphologische Ausdruck innerer Vorgänge der Zelle; den Ablauf dieser Geschehnisse selbst können wir nicht erfolgen. Wir wissen, daß sowohl chemische Umsetzungen, als auch rmentative Prozesse von der Temperatur außerordentlich abhängig ein können. Die Temperatur von 7—9° muß — das zeigen ja die ersuche aufs deutlichste — einen hemmenden Einfluß auf sehr wichtige msetzungsvorgänge im Zellinnern ausüben. Wir müssen annehmen,

daß gerade das Reservefett bei so niederen Temperaturen nicht richtig verarbeitet, d. h. abgebaut wird. Die Schuld am mangelhaften Abbau dürfte in der Insuffizienz der Oxydationsvorgänge liegen, wodurch abnorme saure Produkte entstehen. Dies führt zu einer Verschiebung der H-Ionenkonzentration nach der sauren Seite hin, und dies wiederum hat zur Folge eine Zunahme der Quellung der Eiweißkörper, mit dauernd vermehrtem Quellungsdruck (der ja bekanntlich eine Funktion der Reaktionsbedingungen des Mediums [H-Ionenkonzentration] und der Temperatur ist). All das führt zu einem circulus vitiosus, der infolge der veränderten Wachstumsreize die merkwürdigsten Zellformen erzeugt. Anders bei der als Optimum erkannten Temp. von 15—23° C, bei der die Funktionen des plasmatischen Körpers primär keine störenden Hemmungen erfahren (vgl. auch p. 133 und ff.). Die Zelldeformationen erscheinen demnach zum Teil als die nach außen projizierten Störungen innerer Vorgänge kolloid-chemischer Natur.

Wir müssen hier noch auf einige Einzelheiten eintreten; einmal auf die Beziehungen zwischen Geißeln und Furchen. In erster Linie dürften die Furchen am Dinoflagellatenkörper zum Schutz für die äußerst zarten und doch so wichtigen Organellen dienen, dann aber auch dazu, um dieselben in einer bestimmten Richtung wirken zu lassen. Dies gilt besonders für die Quergeißel. Schon Schütt[1]), der treffliche Peridineenkenner, sagt darüber: „Bei der in Bewegung befindlichen Zelle hat der feine Geißelfaden einen beträchtlichen Wasserdruck zu überwinden, wenn er in einer Querlage verharren will. Die in einer quer über den Körper laufenden Furche schwingende Geißel ist vor diesem Druck, der sie in die Längsrichtung umzubiegen droht, geschützt uud schwingt in einer relativ ruhigen Wassermasse“. Diese bei der Vorwärtsbewegung stattfindende Abbiegung der Quergeißel in die Längsrichtung haben wir bei Gymno- und Präceratien häufig verfolgen und abbilden können. Aber nicht bloß die Lostrennung der Quergeißel aus ihrem Lager haben wir beobachtet und dargestellt, sondern auch die Abweichung der Längsgeißel aus ihrer Längsfurche, hervorgerufen durch das Auftreten einer Bauchhernie (Fig. 4f, 3b). In letzterem Falle ist die Längsgeißel um mindestens 120° aus ihrer ursprünglichen Richtung nach oben abgedrängt. Welch große Bedeutung diese völlig andere Orientierung des motorischen Apparates auf die Bewegung und Steuerung der Zelle hat, haben wir

1) Die Peridineen d. Plankton-Expedition. — Ergebn. d. Pl.-Exped. d. Humboldt-Stiftung. Leipzig und Kiel 1895.

schon oben angedeutet. Schreiben wir den Ceratienhörnern eine steuernde Wirkung zu, so verstehen wir nun das scharfe Abbiegen oder Abknicken der Hörner besser. Diese Formveränderung wäre aufzufassen als eine Reaktion auf die veränderten Anforderungen des anders orientierten Bewegungsapparates an den Zellleib und seine Fortsätze. Wir wollen auf diese höchst interessanten Zusammenhänge hier nicht näher eintreten, wollen sie aber auch nicht verlassen, ohne auf ihre prinzipielle Bedeutung für den ganzen Formbildungsprozeß hingewiesen zu haben.

Das Heraustreten der Quergeißel hat schon Schütt (loc. cit.) bei marinen Peridineen beobachtet und als Krankheitssymptom angesehen. Allerdings scheint er bei seiner Darstellung mehr akute Zustände im Auge gehabt zu haben.

Weiterhin widmet Schütt (loc. cit.) dem Phänomen der „Schwellblasenbildung" eine längere Betrachtung. Nach ihm ist es eine Erscheinung, die besonders häufig bei den marinen Peridineen aufzutreten pflegt, und zwar stets dann, wenn schädigende Einflüsse die Zelle treffen. Solche Schwellblasen können sowohl am normal extramembranösen Plasma, also den Geißeln, als auch am intramembranösen Zelleibe auftreten. In Übereinstimmung mit Schütt und Folgner haben auch wir die Schwellblasenbildung an Längsgeißeln bei Ceratium in dieser Kultur häufig beobachtet und diese Erscheinung, die gewöhnlich am freien Geißelende beginnt, als ein Symptom beginnender Geißelentartung angesehen. An Quergeißeln fiel uns diese Bildung nicht auf; es ist aber nicht anzunehmen, daß sie hier nicht auch vorkommen könnte. Schütt hat Schwellblasenbildung als Einleitung der allgemeinen Verquellung auch an der Quergeißel gesehen. Ob es sich bei den in Fig. 1 d—f wiedergegebenen apikalen Auftreibungen an Gymnoceratien auch um eine Art Schwellblasenbildung handelt, scheint uns nicht unwahrscheinlich. Es dürfte in diesen Apikalblasen Flüssigkeit unter hohem Druck angehäuft sein, dessen abrundende Wirkung gegen das Zellinnere hin zum Ausdruck kommt (Fig. 1 e—f), wo die Apikalblase in der Mitte der Zelle einen nach unten konvexen Rand zeigt. — Austritt von Plasma in Form größerer oder kleinerer hyaliner Bläschen haben wir hier und da an der Geißelspalte (nicht zu verwechseln mit Hernien!), längs des Apikalhorns und am Apikalporus beobachtet.

Aus der ganzen Fülle der für Ceratium neuen Beobachtungen, die dieser Kälteversuch bei 7—9° ergeben hat, möchten wir zusammenfassend folgende Tatsachen hervorheben:

1. Das Temperaturintervall von 7—9° verlangsamt den Keimungsvorgang bei den Ceratium-Cysten um das 3—4fache gegenüber demjenigen von 15—18°.

2. Brunnenwasser-Tageslicht-Kulturen von 7—9° verunmöglichen eine normale Entwicklung bei C. hir. in allen seinen Stadien.

3. Die sich aus der Cyste entwickelnden Formen bleiben zum Teil im Gymnodinium-, zum Teil im Präceratiumstadium stehen und gehen in dieser Entwicklungsphase zugrunde, oder sie entwickeln sich weiter und ergeben dann ausgesprochene Krüppelformen von mehr oder weniger bestimmtem Habitus. (Gedunsenheit des Zellkörpers, Hornanomalien.)

4. Die einigermaßen vollständig entwickelten Ceratien zeigen eine unverkennbare Annäherung an die Kaltwasserform C. cornutum.

5. Ergebnisse der Temperaturversuche bei 10—12° C.

Die mit Cysten aus dem Jahrgang 1919 in Brunnenwasser bei Tageslicht und 10—12° angestellten Versuche ergaben gegenüber den Versuchen bei 7—9° ein abweichendes Verhalten.

Die ersten Ceratien schlüpfen nach 5 Tagen aus den Cysten aus; nach 7 Tagen sind die meisten Cysten ausgekeimt und die Ceratien völlig ausgewachsen. Die Keimung ist also gegenüber der (optimalen) Temp. von 18° immer noch um das 2—3fache verzögert. Gegenüber der Temp. von 7—9° jedoch bewirkt diese geringe Temperaturerhöhung schon eine merkliche Beschleunigung des Keimungs- und Entwicklungsvorganges.

Zeigte bei der Temperatur von 7—9° kein einziges ausgewachsenes Ceratiumindividuum normale Ausbildung seiner Körperform, so treffen wir bei dieser um weniges erhöhten Temperatur schon ganz andere Verhältnisse. Eine genaue Beobachtung und Messung von 100 ausgewachsenen Individuen ergab:

1. Daß mehr als die Hälfte (52%) normal ausgebildet war,

2. daß die Länge dieser Individuen in dem Intervall von 144—232 μ sich bewegte, wobei die Mehrzahl (83%) zwischen 152 und 200 μ maß. Folgende Zusammenstellung gibt hierüber noch genauere Anhaltspunkte:

Länge: μ	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	6	**10**	**12**	**14**	**14**	**15**	**10**	**8**	4	2	4	1

3. Eine Anzahl der Individuen zeigt noch die typischen Kälteanomalien: Fehlen des rechten Hinterhorns, also 2-hörnige Formen, (Fig. 6a) in 14%; stummelförmige Ausbildung des rechten Hinterhorns

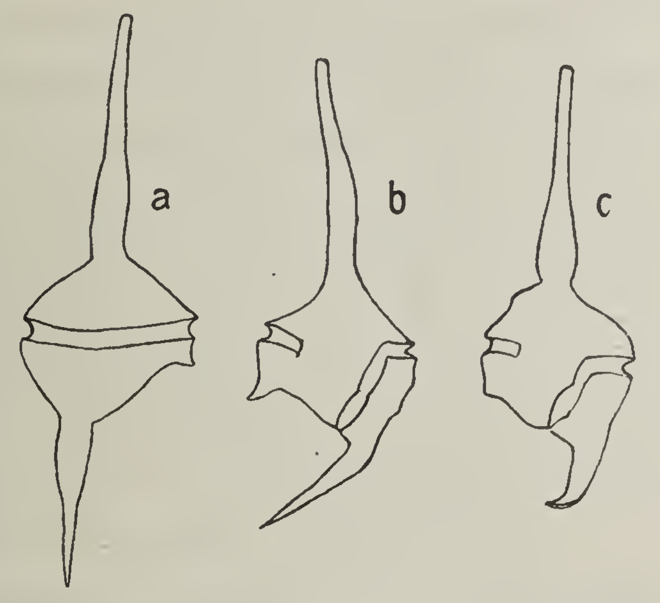
bei gleichzeitig etwas verkürztem Antapikalhorn, in 34 %; sichelförmige Krümmung des Antapikalhorns gegen das rechte (stummelförmige oder fehlende) Hinterhorn (Fig. 6 b, c).

4. Das Antapikalhorn, das bei 7—9° hier und da nicht zur Ausbildung gelangte, wird bei 10—12° nicht mehr unterdrückt, unterliegt aber doch noch recht häufig der Mißbildung (säbelförmige Krümmung).

5. Die Länge der Ceratien ist im allgemeinen etwas kleiner als bei Ceratien, die in höheren Temperaturen (15—21°) unter den gleichen Bedingungen gezogen wurden.

6. Fast alle normalen Ceratien sind 3-hörnig, nur sehr wenige zeigen eine schwache Andeutung eines 4. Hornes.

So sehen wir also alles in allem, daß die Temp. von 10—12° für die Entwicklung der Ceratien aus den Cysten schon wesentlich bessere Bedingungen schafft, daß aber Wachstumshemmungen immer noch unverkennbar sind.



a Häufige Form aus dieser Kultur — 2-hörnig, mit sehr schwach ausgebildetem rechten Hinterhorn. Apikal- u. Antapikalhorn sind an ihrer Basis bulbös aufgetrieben (Rückenansicht).

b 3-hörnige Form (Bauchansicht): Alle Hörner deformiert. Antapikalhorn stark nach rechts gebogen.

c 2-hörnige Form (Bauchansicht): Apikalhorn an der Basis bulbös aufgetrieben. Antapikalhorn gegen die Bauchseite umgekrümmt. Rechtes Hinterhorn fehlt. Zellleib etwas gedunsen.

Fig. 6. Ceratien aus der Kultur von 10—12° C.

6. Ein Temperaturversuch bei 15° C.

Ein mehr orientierender Versuch ergab folgendes: Ausschlüpfen aus den Cysten nach ca. 46 Stunden. Weiterhin normale Entwicklung.

Die Messung an 100 Individuen am 3. Tage zeigte folgende Verhältnisse:

Länge: μ	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232	240	248	256
Indiv.-Zahl:	1	2	2	4	**16**	**19**	**27**	**10**	6	6	3	2	1	1

Die Mehrzahl der Individuen (72 %) ist von der Größenklasse 184—208 μ. Minimale Länge: 152 μ, maxim. 256 μ. Die allermeisten Formen sind normal ausgebildet. Davon gehören zur f. gracile (parallele Hinterhörner) 55 %, f. austriac. 41 %, f. prope piburgense 4 %.

Was die Hörnerzahl anbetrifft, ergab sich folgendes Verhältnis: 3-hörnig waren 61%, 4-hörnig (mit angedeutetem 4. Horn) 35%, 4-hörnig (mit ausgebildetem 4. Horn) 4%.

Anomalien 3%. Das 4. Horn ist ganz selten als eigentliches Horn ausgebildet, meist nur als „Ecke“ oder als minimales Hörnchen.

Die Temperatur von 15° bildet die untere Temperaturgrenze, bei der sich alle Ceratien (3% Anomalien ausgenommen) normal (ohne verkürzte Hörner) entwickeln. Es werden ziemlich große, schlanke (meist der gracile-Form angehörende) Ceratien ausgebildet, die überwiegend (61%) 3-hörnig sind.

7. Ergebnisse eines Abkühlungsversuches im Präceratiumstadium bei einer Anfangstemperatur von 15—16° und einer Schlußtemperatur von 10—12°.

Dieser Versuch geht von der Beobachtung in der Natur aus, daß besonders in kleineren Wasserbecken infolge plötzlichen Witterungswechsels oft starke Temperaturrückschläge eintreten, und zwar häufig zu einer Zeit, wo Ceratium sich aus den Cysten zu entwickeln beginnt. Eine Einwirkung dieser veränderten Lebensbedingungen auf die Formgestaltung von Ceratium glaubten wir nach Beobachtungen in der Natur beinahe mit Bestimmtheit annehmen zu müssen. Es kam uns nun darauf an, experimentell festzustellen, ob wirklich ein solcher Einfluß vorhanden ist, und wie er sich allenfalls äußert.

Cystenhaltiger Schlamm wurde bei 15—16° zu einer Kultur (Brunnenwasser, Tageslicht) angesetzt und diese bis zum Präceratiumstadium bei der genannten Temperatur gehalten. Alsdann wurde sie ziemlich unvermittelt auf 10—12° abgekühlt, auf welcher Temperatur sie gehalten und in ihrem weiteren Verlauf beobachtet wurde.

Von der Kultur bei 15—16° wissen wir nun, daß sie mindestens 95% normale Individuen liefert, von derjenigen von 10—12° dagegen, daß sie nur etwa 50% normale Individuen erzeugt. Außerdem haben wir schon oben gezeigt, daß die Kältekulturen (7—9°) verschiedene Anomalientypen hervorbringen. Der rasche Temperaturwechsel in der Zeit der lebhaftesten Formgestaltung konnte also wohl kaum spurlos an den sich entwickelnden Ceratien vorbeigehen.

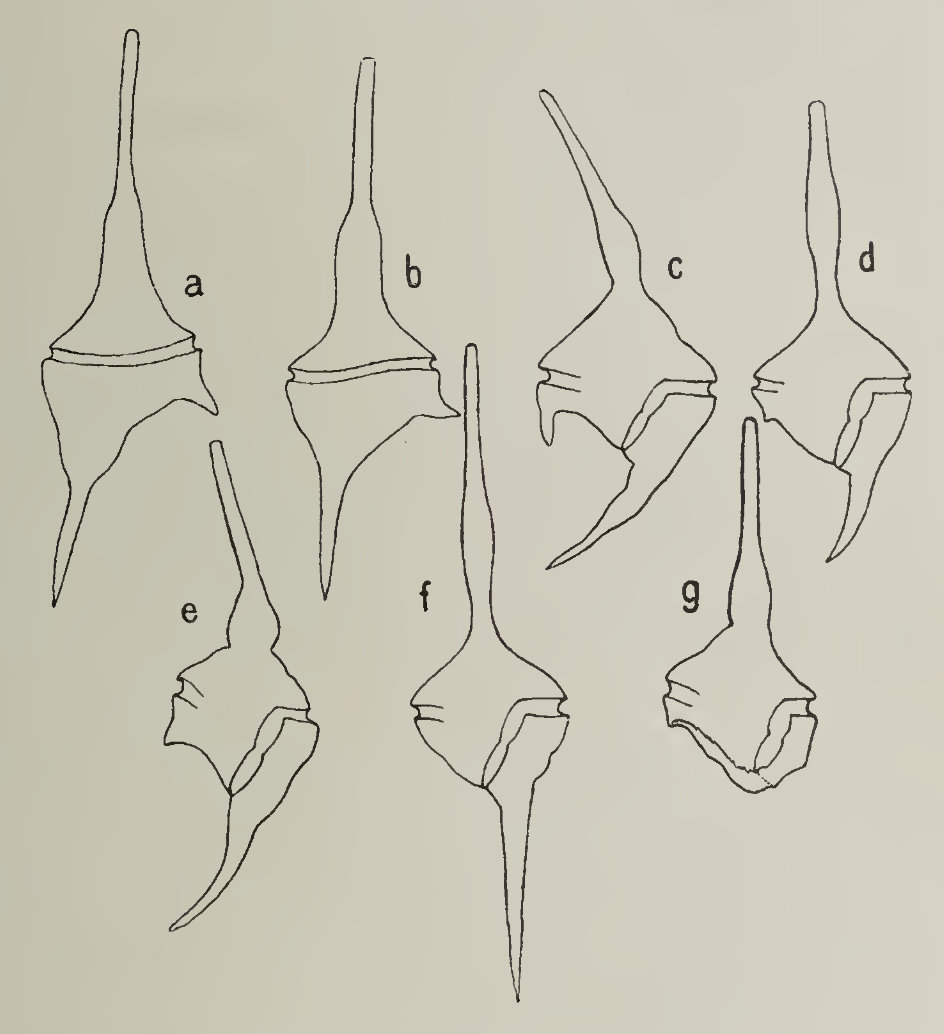
Tatsächlich ergab die dieser Überlegung entsprungene Untersuchung einige Resultate, die wir nachstehend ausführen wollen.

1. Die bei 15° C in normaler Zeit aus den Cysten ausgekeimten Gymnoceratien entwickeln sich ziemlich gleichmäßig zu typischen Präceratien. Die plötzliche Temperaturerniedrigung induziert aber auto-

matisch gewisse Formveränderungen an den Präceratiumkeimen, die sich fast ausschließlich an den Hörnern abspielen, den zentralen Zellkörper jedoch so gut wie unbeeinflußt lassen, was darauf hindeutet, daß im Präceratiumstadium die Panzerbildung am Hauptkörper schon eine bestimmte Festigkeit erlangt hat, die sekundären Formveränderungen, wie sie etwa erhöhter Turgor hervorzurufen vermag, zu trotzen imstande ist, während die Körperanhänge als werdende Gebilde der Formveränderung noch unterliegen.

2. Die weitere Panzerbildung geht dann bei 10—12° ungehindert vor sich: wir erhalten ausgewachsene, gut bewegliche Ceratien, von denen aber der allergrößte Teil Mißbildungen zeigt.

3. Eine der auffallendsten Erscheinungen, die wir bisher (10—12°) nur vereinzelt (Fig. 6a, c), jedoch in keiner Kultur mit dieser Regelmäßigkeit auftreten sahen, besteht darin, daß das Vorderhorn an seiner Basis, seltener auch in seinem Verlauf, eine mehr oder weniger ausgesprochene, meist aber deutlich bulböse Auftreibung zeigt (Fig. 7a—g). Diese Auftreibung ist hier und da, jedoch seltener, auch an einem der Hinterhörner (besonders am Antapikalhorn) zu beobachten (Fig. 7a, c). Das Vorderhorn ist meist gerade, seltener (und dann gewöhnlich nach rechts hin) gekrümmt.



a, b Häufige 3-hörnige Formen, mit an der Basis bulbös aufgetriebenem Vorder- und stummelförmigen rechten Hinterhorn. In a ist auch das Antapikalhorn bulbös aufgetrieben.

c, d Seltenere Formen, mit aufgetriebenem Vorderhorn und nach rechts gekrümmtem Antapikalhorn. Rechtes Hinterhorn stummelförmig.

e Starke bulböse Auftreibung des Vorderhorns.

f 2-hörnige Form, infolge gänzlicher Aplasie des rechten Hinterhorns.

g 1-hörnige Form. Aplasie der Hinterhörner. Vorderhorn vorhanden, an der Basis bulbös aufgetrieben.

Fig. 7. Ceratien aus dem Abkühlungsversuch von 15—16° auf 10—12°.

4. Die Hauptveränderungen zeigen sich nun aber an den Hinterhörnern, von denen stets das eine oder das andere, oft beide, mißgestaltet sind. Wir können hier folgendes Verhalten feststellen: a) Bei einer Anzahl von Individuen zeigt das Antapikalhorn korrelativ noch eine normale Länge und Richtung (Fig. 7a, b, f); b) häufig ist das Antapikalhorn säbelförmig nach rechts gekrümmt (Fig. 7c, d, e): in diesem Falle ist das rechte Hinterhorn sehr reduziert und nur stummelförmig ausgebildet; c) das rechte Hinterhorn ist fast in allen Fällen kurz, stummelförmig oder d) fehlt vollständig (Fig. 7f, g); e) das linke Hinterhorn (sogenanntes 4. Horn) kommt nie zur Ausbildung, was überhaupt typisch für die Kälteformen ist.

5. Am häufigsten sind die Formen, wie sie Fig. 7a, b zeigen: 3-hörnig, Vorderhorn gerade, an der Basis aufgetrieben, Antapikalhorn gut entwickelt, rechtes Hinterhorn kurz, stummelförmig. Seltener sind 2-hörnige Kälteformen (Fig. 7f) mit gänzlich unterdrücktem rechten Hinterhorn, oder sogar 1-hörnige Formen, mit entwickeltem Apikalhorn und völlig fehlenden Hinterhörnern (Fig. 7g).

Wenn man eine große Anzahl von Individuen dieser „Abkühlungskultur“ genau studiert, so fällt einem vor allem die Vereinigung von Formcharakteren, wie sie durch normale Wärme- und Kälteeinflüsse bedingt sind, auf: es kommt hierin gewissermaßen die Resultierende eines in verschiedener Richtung wirkenden „Kräftepaares“ zum Ausdruck. Der beginnende Wärmeeinfluß (15°) führt zur normalen Ausbildung des zentralen Zellkörpers, die finale Temperaturerniedrigung jedoch vermag sich nur noch an den Körperanhängen auszuwirken.

Die bulböse Auftreibung an der Basis des Apikalhorns (seltener der anderen Hörner) dürfte wiederum der Ausdruck einer Turgorsteigerung oder eines Quellungsdruckes, die wir bei Kälteformen als sehr wahrscheinlich annehmen mußten, sein. Das Präceratium, das bei optimaler Temperatur sich entwickeln konnte, d. h. seinen Panzer an seinem Hauptkörper schon zum Teil gefestigt hat, erleidet durch den erhöhten Innendruck eine Gestaltsveränderung nur noch an einer Stelle, wo der Panzer offenbar noch dehnungsfähig ist, nämlich an der Basis der Hörner. Wir müssen annehmen, daß dies eine wichtige (interkalare?) Wachstumszone für das Längenwachstum der Hörner sei, und daß hier die definitive Festigkeit des Panzers am spätesten eintritt. Protoplasmaaustritt aus dem Apikalporus oder die für Kälteformen so typische Hernienbildung haben wir nie beobachtet. Es ist aber möglich, daß solche Dinge auch unter Umständen im Abkühlungsversuch vorkommen können.

Bulböse Auftreibung an der Basis eines der Hörner (besonders des pikalhorns) spricht somit für Erhöhung des Innendrucks infolge rasch ingetretener Temperaturerniedrigung während einer der wichtigsten Entvicklungsphasen von Ceratium, nämlich des Präceratiumstadiums. (Es nag aber jetzt schon erwähnt werden, daß eine ähnliche Erscheinung uch bei hohen Temperaturen, z. B. 28—30° C, eintritt.) Eine Temperaturrniedrigung von 3—5° vermag also weitgehende formative Störungen vährend der bei 15° begonnenen Entwicklung hervorzurufen. Durch liese experimentellen Feststellungen dürften sich eine Reihe von in der Natur beobachteten Formanomalien erklären lassen.

8. Ergebnisse der Temperaturversuche bei 16—18° C.

Zur Verwendung gelangte cystenhaltiges Material aus den Jahren 919 und 1920. Die genaueren beobachtbaren Vorgänge bei der Keimung ınd die besonderen morphologischen Umwandlungen in den ersten Entvicklungsstadien, dem Gymnodinium- und Präceratiumstadium, bis zum ertigen Ceratiumstadium, bilden den Inhalt des ersten Teiles dieser Arbeit[1]). Hier soll nur die Morphologie der fertigen Formen behandelt werden.

Der Beginn des Ausschlüpfens (Cystenmaterial 1919) ist 44 Std. nach Anlegen der Kultur (Brunnenwasser) zu beobachten. Nach weiteren 3 Std. (also insgesamt 52 Std.) schwimmen schon die ersten ausgewachsenen Ceratien im Wasser herum. Ihr Panzer ist aber noch sehr zart. Nach $3^1/_2$ Tagen sind alle Cysten ausgekeimt, die Ceratien völlig ausgewachsen und keine Gymno- und Präceratien mehr vorhanden. Die Messung an 100 Individuen ergab am 3. Tag:

Länge: μ	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232	240	248
Indiv.-Zahl:	1	4	7	**21**	**11**	**19**	**16**	9	3	6	2	1

Von diesen 100 Individuen gehören zur forma gracile 73%, forma austriacum 25%, forma prop. piburgense 2%. An Anomalien wurden beobachtet 2% (je ein gegabeltes rechtes Hinterhorn und Antapikalhorn).

Auf diese 100 Exemplare kamen: 3-hörnige Formen 62%, 3-hörnige mit angedeutetem 4. Horn 34%, 4-hörnige mit gut ausgebildetem 4. Horn 4%. Ein verkürztes rechtes Hinterhorn wurde nur in 1% festgestellt (vgl. dagegen die Kälteformen!).

---

1) Siehe Fußnote p. 114.

Eine Vergleichung mit den bisher beschriebenen Kulturen bei niedrigerer Temperatur ergibt für die Kultur von 16—18° folgendes:

1. Die sehr geringe Anzahl von Formanomalien (2 %) in den Kulturen von 16—18° beweist, daß hier formstörende Einflüsse kaum mehr vorliegen, daß im Gegenteil von dieser Temperatur an optimale Verhältnisse bestehen, wie aus der raschen Keimung und Entwicklung der Ceratien, sowie den bald einsetzenden Teilungsvorgängen zu schließen ist.

2. Mit der höheren Temperatur treten viel mehr 4-hörnige Ceratien auf als bei 10—12°, wo die aus dem gleichen Cystenmaterial stammenden Ceratien vorwiegend 3-, nur ausnahmsweise 4-hörnig sind. Betragen die Individuen mit angedeutetem und gut ausgebildetem 4. Horn im 1919er Material (34 + 4 % =) 38 % (und diejenigen im 1920er Material, wie ein Parallelversuch ergab, gar 81 %), so stützen diese Zahlen sehr deutlich die soeben ausgesprochene Beobachtung, daß mit zunehmender Temperatur auch die Zahl der Hinterhörner zunimmt, (zuerst 2-hörnige Kälteformen, dann 3-, später 4-hörnige Formen).

9. Ein Temperaturversuch bei 21° C.

Aus den in Brunnenwasser eingesetzten und bei Tageslicht gehaltenen Cysten schlüpfen schon nach 36 Std. einzelne Ceratien aus. Nach $2^1/_2$ Tagen ist die Keimung beendigt.

Die Messung an 100 Individuen ergab nach 3mal 24 Std.:

Länge: μ	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	2	6	**10**	**26**	**30**	**16**	4	3	2	1

Davon sind 3-hörnig 24 %, 4-hörnig mit schwach angedeutetem 4. Horn 64 %, 4-hörnig mit gut ausgebildetem 4. Horn 12 %.

Zur f. gracile gehören 47 %, zur f. austriac. 50 %, zur f. propepiburg. 3 %. Anomalien wurden 2 % beobachtet: Gabelhörner.

Vergleichen wir die obige Zusammenstellung der Ceratien mit der entsprechenden bei 16—18° C (p. 137), so sehen wir schon eine leichte Größenreduktion eintreten: das Gros der 16—18° Kultur (76 %) liegt im Größenintervall von 184—216 μ, bei der Kultur von 21° jedoch im Intervall von 176—200 μ (82 %).

Auch in der Hörnigkeit zeigt dieser Temperaturabschnitt ein Fortschreiten: Die 3-hörnigen Formen (16—18°) sind von 62 % auf 24 % gesunken. Wichtiger noch als das Verhalten der 3-hörnigen Formen scheint uns dasjenige der 4-hörnigen:

Individuen mit angedeutetem 4. Horn: bei 16—18° 34 %, bei 21° 64 %
" " ausgebildetem 4. " " 16—18° 4 %, " 21° 12 %.

Schon diese geringe Wärmezunahme übt also einen ie 4-Hörnigkeit stark anregenden Einfluß aus.

10. Ergebnis der Temperaturversuche bei 23—26° C.

Die Kulturen (Cystenmaterial 1919) wurden in Brunnenwasser ıgesetzt und bei 23—26° C im Thermostaten belichtet gezogen.

Schon nach 36 Std. schlüpften zahlreiche Ceratien ıs den Cysten aus, und 44 Std. nach Anlegen der Kultur aren zahlreiche ausgewachsene Ceratien vorhanden vährend nach 44 Std. bei 16—17° erst das Ausschlüpfen der ersten ymnoceratien beobachtet werden konnte). Die Temp. von 23—26° bt also entschieden eine beschleunigende Wirkung auf ie Keimung aus. Die bei dieser Temperatur festgestellte Keimungs- eschwindigkeit ist die größte, die wir bei Ceratien über- aupt beobachtet haben (Optimum der Keimung).

Die Messung an 100 Individuen ergab am 4. Tage folgende erhältnisse:

Länge: μ	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	1	1	2	**13**	**8**	**13**	**17**	**18**	**13**	6	4	2	2

Die Hauptmenge der Individuen (82%) fällt in das Größen- tervall 160—200 μ. Die Länge der Ceratien aus dieser öher temperierten Kultur ist also im Vergleich zur ultur von 16—18° deutlich reduziert.

Von den 100 Individuen sind: 3-hörnig 35% (bei 18° 62%); hörnig mit angedeutetem 4. Horn 35% (bei 18° 34%); 4-hörnig mit ısgebildetem 4. Horn 30% (bei 18° 4%).

Fassen wir die beiden letzten Gruppen als „4-hörnige" Individuen ısammen, so stehen 65% 4-hörnige 35% 3-hörnigen Ceratien gegen- ber, und vergleichen wir diese Zahlen mit den entsprechenden Werten ıs dem Temperaturintervall 16—18° (nämlich 38% vierhörnige und 2% 3-hörnige), so müssen wir feststellen, daß in dieser höher emperierten Kultur der Anteil der 4-hörnigen Individuen egenüber denjenigen in der kühleren Kultur auffallend ermehrt ist.

Auf jeden Fall müssen wir das eine hervorheben, daß das emperaturintervall 23—26° auf die Ausbildung des 4. Hornes räftig einwirkt, und daß wir bei dieser Temperatur mehr -hörnige Ceratien in unseren Kulturen vorfinden, als eteris paribus in der Temperatur von 16—18° C.

Einen Versuch möchten wir hier noch in Kürze anführen, be dem es uns gelang, die Temperatur *konstant auf* 25—26° C zu halten Nach $1^1/_2$ Tagen sind ziemlich zahlreiche Gymnoceratien vorhanden Die genannte Temperatur beschleunigt demnach die Keimung am meisten

Die Messung an 100 Individuen ergab nach 3mal 24 Std.:

Länge: μ	160	168	176	184	192	200	208	216
Indiv.-Zahl:	6	6	**13**	**30**	**20**	**18**	6	1

Davon sind 3-hörnig 9%, 4-hörnig mit schwachem Ansatz zun 4. Horn 27%, 4-hörnig mit gut ausgebildetem Horn 64%.

Hier kommt nun das gegenseitige Verhältnis in der Hörnigkei sehr deutlich zum Ausdruck. Wir sehen das sehr starke Zurücktretei der 3- und das enorme Überwiegen der 4-hörnigen Formen.

Wir betonen, daß unsere Beobachtungen *ganz spezielle Verhältnisse wiederspiegeln*: *es handelt sich hier um di erste, aus Cysten gezogene Ceratiengeneration*, vermisch mit sehr wenigen Ceratien, die sich vielleicht schon einmal geteil haben. Es ist aber anzunehmen, daß diese Populationen nach einei Reihe von Teilungen, z. B. am 10., 14. oder 21. Tage noch viel mehi 4-hörnige Ceratien aufgewiesen hätten, als wir sie bei der ersten Auszählung gefunden haben.

Zu der Erscheinung der häufigeren 4-Hörnigkeit tritt nun be dieser höheren Temperatur (23—26°) noch eine zweite auffallende Tatsache: *die größere Spreizung der Hinterhörner.*

Was nun diese Hinterhörnerspreizung anbetrifft, so war es rech interessant zu beobachten, wie auch die mit „parallelen" Hinterhörnern versehene f. gracile bei dieser Temperatur ihre Hinterhörner immei mehr spreizt. (Bei gleichbleibender Körperbreite.) Wir ersehen alsc hieraus, daß die Forderung für die f. gracile, „parallele Hinterhörner" hier nicht mehr erfüllt ist. Aber auch f. austriacum spreizt die Hinterhörner stärker, so daß auch hier das „typische" Merkmal für diese Form „parallele Richtung" von Apikal- und Antapikalhorn nicht mehr zutrifft

Diese Beobachtungen zeigen somit, daß *es nicht angeht, au Grund der Richtung der Hinterhörner „Formentypen" aufzustellen.* Jedes auf dieses Merkmal fundierte System gilt nui für ein eng begrenztes Temperaturintervall. Gerade dieser wichtige Punkt aber ist für kein zurzeit gebräuchliches System angegeben.

Wir haben also experimentell feststellen können:

1. *Die Abnahme der Körpergröße ist eine Funktion der erhöhten Temperatur.*

2. Die 4-Hörnigkeit der Ceratien einer Population
immt zu mit erhöhter Temperatur.

3. Die Spreizung der Hinterhörner wächst mit steigen-
er Temperatur.

Diese drei Sätze sind allen Untersucherrn, die sich mit C. hir. bio-
)gisch befaßt haben, geläufig. Die experimentelle Beweisführung stand
ber noch aus, vor allem wußte man nicht, welchen Einfluß hierbei die
)rtgesetzten Teilungen, die Nährsubstanzen des Wassers usw. spielen.

Da alle unsere daraufhin zielenden Untersuchungen mit Cysten
us dem gleichen Jahrgang unter den gleichen äußeren Bedingungen
er Ernährung, des Kulturmediums, der Belichtung — vorgenommen
urden, können wir die erwähnten Tatsachen nur in Zusammen-
ang bringen mit dem einen Faktor: Temperaturvariation.

Außerdem müssen wir betonen, daß unsere Untersuchungen sich
uf Populationen beziehen, die frisch aus den Cysten gezogen waren,
hne daß eine unübersehbare Zahl von Teilungen vorausgegangen war —
ohl in den allermeisten Proben hatten sich die Ceratien in der über-
iegenden Großzahl überhaupt noch nie geteilt.

Die Beeinflussung durch die Temperatur geht also
chon sehr weit zurück: wenn nicht gar schon auf die
ysten, so doch auf das Gymnodinium- und Praeceratium-
tadium. Wenn also G. Entz jun. die Verkürzung der Hörner
zw. der ganzen Zelle einer infolge der Teilungen eintretenden Wachs-
ımshemmung, einer Art Degeneration, zuschreibt, so stimmt diese
ermutung mit den Tatsachen nicht überein, denn schon die erste aus
ysten gezogene Generation ist bei dieser hohen Temperatur kleiner
ls die entsprechende Generation bei tieferen Temperaturen, z. B. 15—18°.

Daß in der Natur viel verwickeltere Verhältnisse, die wir ja wohl
aum je genau analysieren können, vorhanden sind, ist ohne weiteres
lar. Das Experiment hat hier eben den großen Vorzug, daß man
enigstens einzelne Faktoren bis zu einem gewissen Grade überblicken kann.

Was nun noch die Anomalien anbetrifft, so ist zu erwähnen,
aß sie in diesem Temperaturintervall schon häufiger vorkommen,
ls bei 16—18° (= 2%) nämlich in 10%:

2% mit verkürztem, ja sogar fehlendem rechten Hinterhorn [letzteres selten] (Fig. 8a, b);
2% mit einem säbelartig gekrümmten rechten Hinterhorn;
1% mit ± stark konvergierenden Hinterhörnern (Fig. 8c);
2% Gabelung der Hinterhörner (Fig. 8e);
3% Abknickung des Vorderhornes nach links (Fig. 8d).

Das Temperaturintervall von 23—26° ist nicht mehr in alle Teilen optimal. Allerdings in bezug auf die Keimung und Schnelligkei der Entwicklung ist dies für die große Mehrzahl der Cysten noch de Fall; wenn wir auch gleich hinzufügen müssen, daß schon hier di Keimung nicht mehr alle Cysten gleich rasch betrifft; es gibt eine wenn auch kleine Zahl von Nachzüglern. Dies tritt sehr wenig hervo bei der Temperatur um 23° herum, ist jedoch schon recht deutlich be 25—26°. — Dann aber deutet das etwas vermehrte Auftreten vo Formanomalien darauf hin, daß gewisse schädigende Einflüsse sich bemerkbar zu machen beginnen. Das Auftreten von Formanomalien is

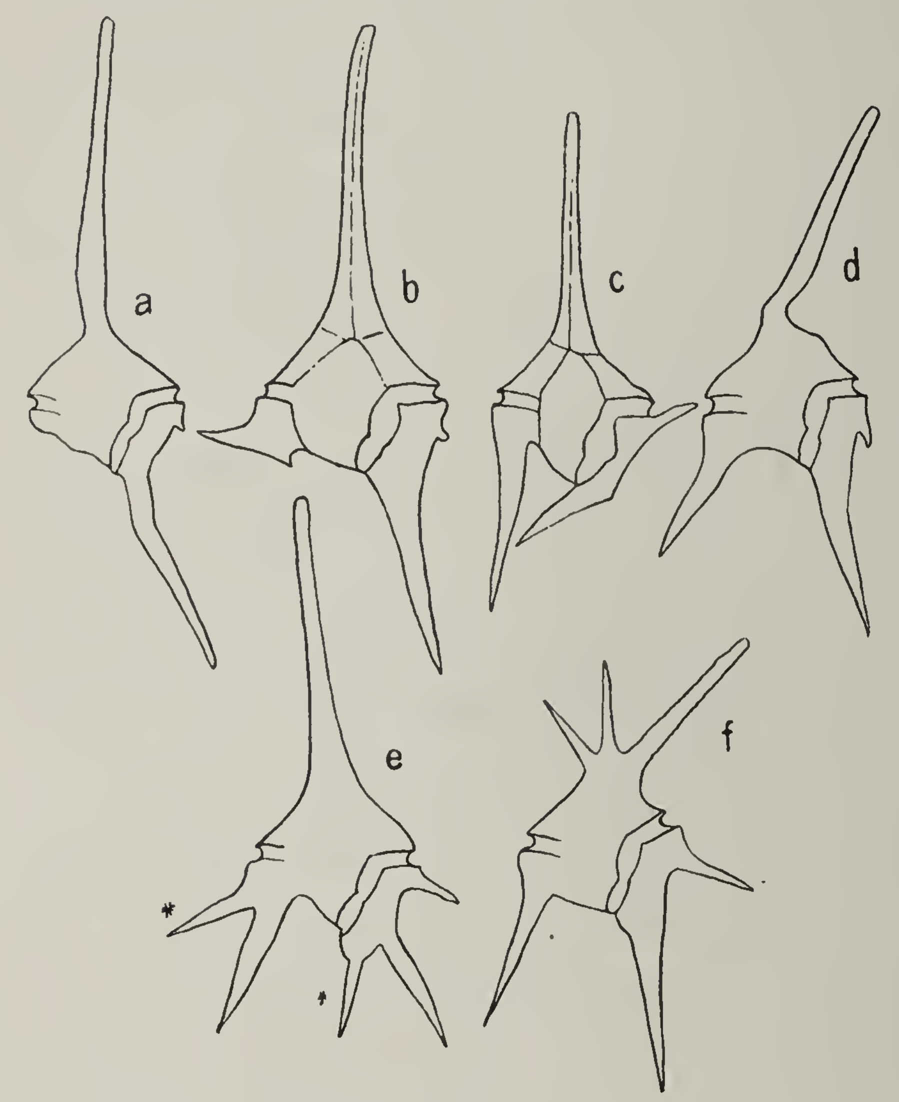


Fig. 8. Ceratien aus der Kultur von 23—26° C.

a Seltenere, 2-hörnige Form mit völliger Aplasie des rechte Hinterhorns; Andeutung de linken Hinterhorns. Maße: 224 : 52 μ.

b Rechtes Hinterhorn ambosartig; linkes Hinterhorn klein stummelförmig.

c Stark verbogenes Antapikalhorn, verlängertes rechtes un linkes Hinterhorn.

d Stark nach links abgeknickte Apikalhorn.

e 6-hörniges Individuum. Normaler Apikalteil; gespaltenes Antapikal- und rechte Hinterhorn, wobei jeweils de mit * versehene Gabelast ventralwärts (d. h. dem Beschaue zu) gekrümmt ist. Außerden linkes Seitenhorn.

f Normaler Antapikalteil. Monströs entwickelter Apikalteil: an der Basis des (woh durch Bruch) abgeknickte Apikalhorns haben sich zwe spitze Nebenhörner gebildet

ein Indikator für die Entwicklung schädigender Einflüsse der Außenwelt. Im Schlußkapitel (p. 160ff.) wird die Rolle der Formanomalien al „Schädigungszeiger“ noch eingehender gewürdigt werden. Wir müsse nach alledem das Temperaturintervall von 23—26° für C. hir. al äußere Grenze des Optimums bezeichnen, das mit 15° C beginnt.

Das Optimum oder besser: das optimale Interval für die Entwicklung von C. hir. in unseren Kulturen lieg zwischen 15—23° C.

Diese Angaben dürften mit den Befunden in der Natur ordentlich bereinstimmen, wenn auch betont werden muß, daß nach unseren Erıhrungen die untere optimale Grenze in der Natur eher etwas tiefer egt (12—14 C). Wir müssen uns aber vor einer Verallgemeinerung ieser Grenzwerte hüten, da lokale Verhältnisse und bestimmte Eigenrten lokaler (z. B. perennierender) Ceratienrassen sehr ins Gewicht fallen.

11. Ergebnisse der Temperaturversuche bei 28—30° C.

Die Keimung ist gegenüber der Temp. von 16—18° um ½ Tag erzögert. Sie geht überhaupt nicht mehr gleichmäßig or sich; denn nach 4 Tagen sind noch ungekeimte, lebensfähige ysten im Schlamm zahlreich vorhanden. In einzelnen Cysten hat sich ach Art der Plasmolyse der Inhalt ballig von der Wand zurückezogen.

Die am 4. Tage an hundert Individuen vorgenommene Messung ergab:

ānge: μ	96	104	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184
ndiv.-Zahl:	2	3	6	6	6	**11**	**11**	**12**	**22**	**12**	6	3

Aus dieser Messung ist die auffallende Tatsache festzustellen, aß alle Individuen eine starke Größenreduktion zeigen. ie Längenklasse von 192—256 μ fehlt vollständig.

Bei der Temp. von 23—26° C (vorhergehender Versuch) war die rößenreduktion schon eingeleitet, hier nimmt sie extreme Grade an. ie Mehrzahl der Individuen (68 %) gehört dem Längenintervall 136 bis 68 μ an, bei einer minimalen Länge von 96 und einer maximalen von 84 μ. Wir haben hier durchschnittlich die kleinsten Ceratien unseres laterials vor uns. (Hauptgipfel bei 160 μ.)

Die allen aus der Natur geläufige Beobachtung von er Verkürzung der Ceratien mit zunehmender Erwärmung es Wassers findet hier also ihre experimentelle Stütze: s ist tatsächlich die erhöhte Temperatur, die zur Längeneduktion führt.

Von 100 Individuen, die auf das Verhalten ihrer Hörner hin gerüft wurden, waren: 2-hörnig (bloß Apikal- und Antapikalhorn) 10 %, -hörnig 67 %, 4-hörnig (mit Ansatz zum 4. Horn) 9 %, 4-hörnig (mit ut ausgebildetem 4. Horn) 14 %.

Diese Individuen verteilen sich auf folgende Typen: f. gracile 46 %, austriac. 43 %, f. „piburgense“ 11 %.

Hatten wir bei der Kultur von 23—26° (ja schon von 20° an, wie spätere Kontrollversuche zeigten) mit Sicherheit feststellen können, daß gerade dieses Intervall besonders die 4-Hörnigkeit „anregt“, daß wir da gewissermaßen ein Optimum für die Entwicklung des 4. Hornes vor uns haben, so müssen wir jetzt konstatieren, daß dies auffallenderweise für die Kultur bei 28—30° nicht mehr zutrifft; kaum ein Viertel der Formen sind 4-hörnig (während wir doch, nach dem Anteil der Ceratientypen zu schließen, allermindestens 50% 4-hörnige Formen erwarten dürften); dagegen sind 67% 3-hörnig. — Dieser Umstand ist um so merkwürdiger, wenn wir noch das Folgende berücksichtigen:

Es ist nämlich weiterhin sehr auffallend, wie in dieser Warmwasserkultur von 28—30° C sich wiederum Kräfte geltend machen, die auch das Verhältnis der normalen zu den anormalen Formen sehr zuungunsten der ersteren verschieben. Beträgt doch die Zahl der normalen (nur verhältnismäßig kleinen) Formen bloß noch 38%; der Rest, 62%, sind Anomalien!

Folgende typische Formanomalien sind uns in dieser Kultur begegnet, wobei besonders auf ihren hohen prozentualen Anteil zu achten ist:

1. Auffallende Verkürzung beider Hinterhörner } . ca 20%;
2. Fehlen beider Hinterhörner (Fig 9d, e, f, g, h, i, k) }
3. Rechtes Hinterhorn stummelförmig oder fehlend (wobei das Antapikalhorn säbelförmig nach rechts gebogen ist, Fig. 9d, f, h) 18%;
4. Antapikalhorn stummelförmig bzw. atrophisch (wobei das rechte Hinterhorn dann in mittlerer Stärke ausgebildet ist (Fig. 9g) 8%;
5. Vorderhorn bulbös aufgetrieben 4%;
6. Vorderhorn stark gekrümmt oder abgeknickt 2%;
7. Konvergenz der beiden Hinterhörner (Fig. 9a—d) . . . 10%;
8. Gabelhörner (rechtes Hinterhorn, Fig 9c) . . . . . . 5%.

Verschiedene Anomalien sind oft an einem und demselben Individuum anzutreffen (Fig. 9a und c—l).

Noch einige weitere Bemerkungen über die Anomalien:

1. Aufgedunsene Formen, wie wir solche im „Kälteversuch“ (p. 122ff.) häufig antrafen, finden wir auch hier wieder, allerdings nur selten. Ihr Auftreten verdient jedoch volle Beachtung. Wir haben beim Kälteversuch diese Gedunsenheit auf erhöhten Turgor bzw. Quellungs-

!ruck zurückgeführt. Wenn solche Formen nun auch im Wärmeexperiment ıuftreten, dürften ihnen hier vielleicht dieselben Ursachen zugrunde iegen. Und diese Ansicht deckt sich tatsächlich mit der Erfahrung, laß der „Turgor" bei Temperaturen, die tiefer oder höher als das

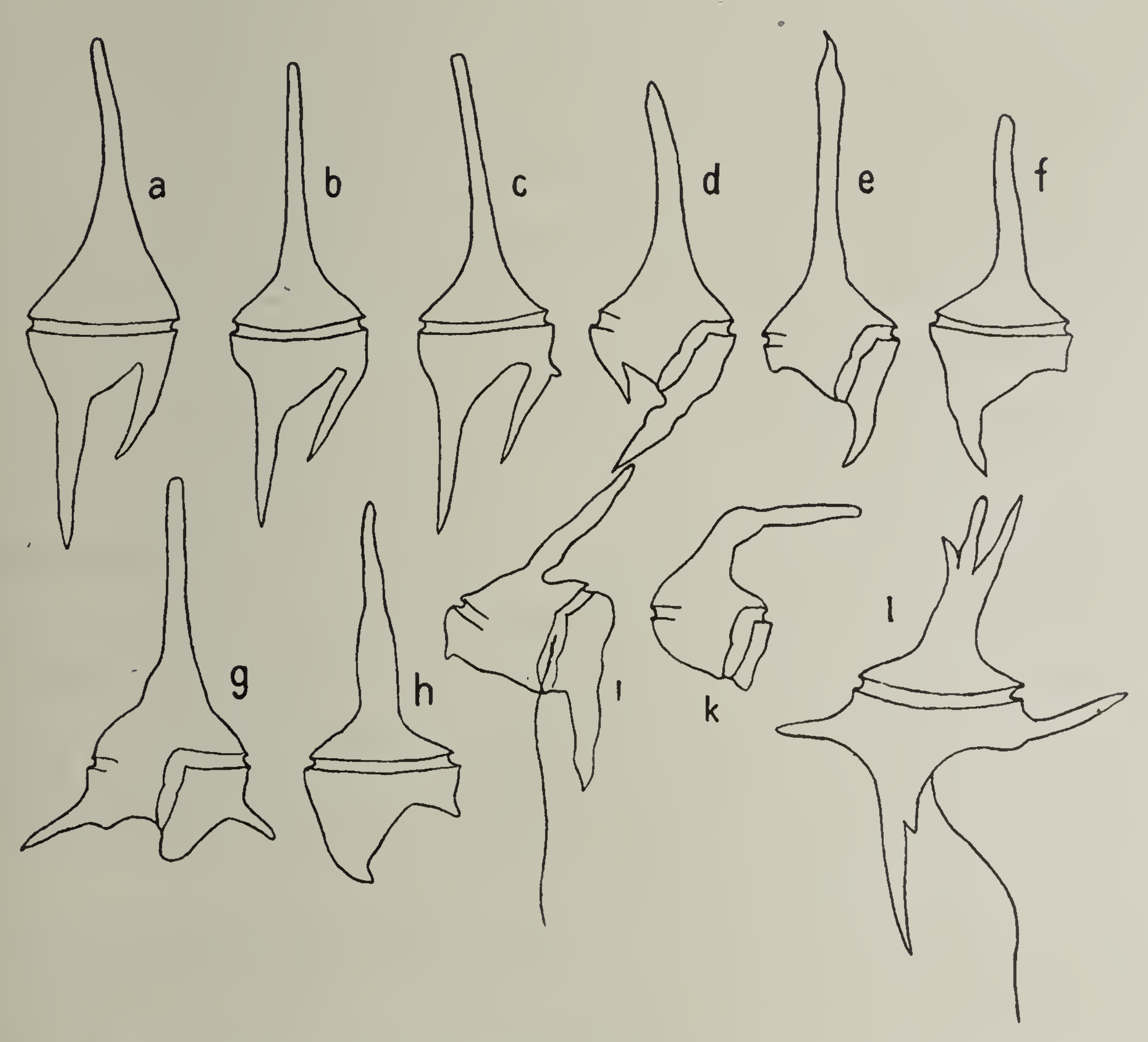


Fig. 9. Ceratium hirundinella aus der Kultur bei 28—30° C.

—d 3-hörnige Formen mit Konvergenz der Hinterhörner. In a, c und d ist das Apikalhorn etwas geschweift, in c ein Gabelast am rechten Hinterhorn.

, f 2-hörnige Formen, mit Aplasie des rechten Hinterhorns und Biegung des ıntapikalhorns nach rechts. In e ist das Apikalhorn an seinem distalen Ende bulbös aufgetrieben.

Form, bei der das Antapikalhorn verkümmert ist. Rechtes und linkes Seitenhorn stark ausladend.

3-hörnige Form; Apikalhorn bulbös aufgetrieben, Hinterhörner massig, verkürzt.

2-hörnige Form, sehr breit. Abgeknicktes hyalines Vorderhorn, wellig gebogen; Antapikalhorn ebenfalls hyalin. Rechtes Hinterhorn ganz atrophisch.

1-hörnige Form. Vorderhorn am Grunde bulbös und stark nach links abeknickt (Retortenform). Hinterhörner ganz atrophisch. Summation von Anomalien.

Monstrosität. Vorderhorn dreigabelig (mittlerer Ast wohl das ursprüngliche Horn). Rechtes und linkes Hinterhorn maximal gespreizt (180°). Antapikalhorn mit einem kurzen Gabelast.

)ptimum liegen, erhöht wird. Dieser allgemeinen Erfahrung reihen ich somit unsere Beobachtungen an C. hir. zwanglos an. Die bulböse Auftreibung am Grunde oder im Verlaufe einzelner Hörner ist ja sicher uch auf erhöhten Innendruck zurückzuführen.

Daneben haben wir aber auch Erscheinungen an den Cysten beobachtet, die im Sinne einer Plasmolyse gedeutet werden müssen. In dieser Form und Deutlichkeit ist uns eine ähnliche Erscheinung beim Kälteversuch nicht aufgefallen, wenn wir auch oft das Gefühl nicht unterdrücken konnten, als handle es sich auch da um eine Art Plasmolyse. 2. Bauchhernien, als Zeichen erhöhten Innendrucks beim gepanzerten Individuum, haben wir in dieser Wärmekultur nicht beobachtet; offenbar wegen der erhöhten Widerstandskraft des Panzers in diesem Temperaturintervall ist jene Erscheinung ausgeblieben. 3. Zwerghafte Kümmerformen (ähnlich wie in der NaCl-Lösung mit undeutlicher Panzerzeichnung waren hier und da zu beobachten. 4. Der Farbstoff bei stärker deformierten Zellen ist wieder dunkler braun als normal, oft braunschwarz, eine Erscheinung, die wir von dem Kälte- und Dunkelversuch her kennen. 5. Die Bewegung der Ceratien zeigt oft mannigfache Störungen. Häufig ist sie verlangsamt und geschieht ruckweise. Wir beobachteten Formen, die sich nur mühsam fortzubewegen vermochten. 2-hörnige Ceratien mit stark abgeknicktem Apikal- und entgegengesetzt gekrümmtem Antapikalhorn bewegten sich, auf der Seite liegend, langsam rotierend. Als schlechte Schwimmer finden sich diese Ceratien wieder unmittelbar am Grunde der Kulturgefäße (wie in den Kältekulturen).

Die Kultur von 28—30° ist somit durch folgende Erscheinungen charakterisiert: 1. Leichte Verzögerung der Keimung gegenüber der beginnenden optimalen Temperatur (15—18°); 2. Reduktion der Körperlänge; 3. Rückgang der 4-Hörnigkeit; 4. Auftreten sehr zahlreicher typischer Formanomalien, ca. 62%.

Diese Kultur von 28—30° bietet also nicht mehr die günstigen Lebensbedingungen, wie die Kulturen von 15° an, bis etwa 23° C. Das ersehen wir besonders aus dem Auftreten der sehr zahlreichen Formanomalien. Als Gradmesser für mehr oder weniger günstige Lebensbedingungen (oder vorübergehende Störungen) haben wir ja das Auftreten von mehr oder weniger zahlreichen (meist) typischen Formanomalien bereits kennen gelernt. Hier reichen sich die „hohen" und die „tiefen" Temperaturen die Hand. Die Temp. von 28—30° liegen schon jenseits des Optimums für C. hir.

Da die erhöhte Temperatur sowohl die äußeren Faktoren (also das Milieu), als auch die inneren Verhältnisse der Zelle selbst beeinflußt, ist es schwer, den Anteil beider Einflüsse gesondert zu erkennen. Von den Änderungen in den Umweltsbedingungen sind uns namentlich zwei bekannt: die Verminderung der Viskosität

und diejenige des Gasgehaltes, die biologisch eine wichtige Rolle spielen.

Wir nehmen an, daß die Verminderung der Viskosität bei vielen Schwebeorganismen einmal zur Verkleinerung des Zellkörpers (Vergrößerung der spezifischen Oberfläche) führt, wodurch die erhöhte Sinkgeschwindigkeit kompensiert wird, ferner aber auch oft einer Verlängerung der zum Schweben notwendigen Körperanhänge ruft. Bei C. hir. ist nur das erstere, nicht aber das letztere der Fall, woraus hervorgehen dürfte, daß die Hörner von C. hir. nicht jene ausgesprochene Rolle als Schwebeorgane spielen, wie bei sehr vielen marinen Ceratien. Von diesem Standpunkte aus ist die Körperverkleinerung von C. hir. bei erhöhter Temperatur zu verstehen. Allerdings besteht auch eine Reaktion der Ceratiumhörner auf die erhöhte Temperatur, aber nicht in einer Verlängerung der Hörner, sondern in einer größeren Spreizung derselben. Dadurch wird sicherlich der Formwiderstand, der beim Sinkvorgang eine so wichtige Rolle spielt, erhöht. Beides, Verkleinerung des Körpers und größere Spreizung der Hinterhörner, haben wir aufs deutlichste im Experimente gesehen.

Nun aber besteht doch ein großer Unterschied zwischen den von uns kultivierten Ceratien und den in der Natur beobachteten: die letzteren zeigen die Spreizung nach einer großen Zahl von Teilungen, unsere Kulturceratien jedoch schon sofort nach dem Verlassen der Cyste, also schon in der ersten Generation. Eine allmähliche Anpassung an die Viskosität des Wassers kann also im letzteren Falle nicht stattgefunden haben, vielmehr bekommt man den Eindruck, als ob die erhöhte Temperatur, die hier schon von Anfang an auf die Cysten einwirkt, ihren Einfluß derart auf die sich aus ihnen entwickelnden Individuen ausübt, daß die Spreizung der Hinterhörner fast wie ein Reflex ausgelöst wird. Dieser Vorgang liegt unserer Meinung nach durchaus im Bereich der Möglichkeit; denn die Hörnerspreizung als eine Reaktion auf erhöhte Wassertemperatur, wie dies in der Natur regelmäßig zu beobachten ist, ist sicherlich ein durch Vererbung fixiertes (also organisch verankertes) Anpassungsvermögen der Ceratien an die Außenwelt. Wenn das aber richtig ist, so muß sich dieser durch Temperatur induzierte Anpassungsmechanismus der Hörnerspreizung doch sicher auch im Experiment auslösen lassen. Das ist nun tatsächlich der Fall, wenn man einfach entsprechende Temperaturen für die Kulturen wählt. In der Natur haben wir ja allerdings ganz andere Verhältnisse: hier keimen die Cysten bei tieferen Temperaturen (ca. 10—12° C), und die Ceratien machen, indem sie sich fortgesetzt durch Teilung vermehren, alle Stadien

der Wassererwärmung mit, bis endlich diejenige Temperatur eintritt, welche die Spreizung der Hinterhörner auslöst. Diese Spreizung kann nur stattfinden während der Hörnerneubildung im Teilungsstadium. Verhältnisse, wie wir sie im Versuch herstellen (also Keimung und Weiterentwicklung bei einer schon von Anfang an konstanten Temperatur von ca. 21—26° C) kommen in der Natur ja nicht vor. Im Experiment wird somit auf dem kürzesten Wege das erreicht, wozu die Natur Wochen braucht. Wir sehen also auch aus diesem Versuch wieder, wie prompt Ceratium hirundinella auf bestimmte Bedingungen der Außenwelt reagiert.

Was dann die (offenbar sehr geringe) Verminderung des Gasgehaltes (O_2; CO_2) anbetrifft, so ist eine Wirkung dieses Zustandes nicht klar zu überblicken. Wir müssen annehmen, daß beispielsweise Oxydationsvorgänge, vor allem die Atmung, etwas verzögert werden und Schaden leiden. Daß die Keimung langsamer eintritt, haben wir bereits hervorgehoben, und daß bei der weiteren Entwicklung verschiedene formative Einflüsse derart gehemmt oder geschädigt werden, daß die Mehrzahl der Individuen keine normale Gestalt mehr zeigt, wurde ebenfalls erwähnt. Nur kennen wir diese „Mechanismen" nicht. Ein Umstand muß uns aber stutzig machen: wir wissen, daß bei niederen Temperaturen der Gehalt an O_2 und CO_2 im Wasser größer ist, als bei hohen Temperaturen, daß aber trotzdem bei niederen Temperaturen Ceratium doch sehr vielen Formstörungen unterliegt. Also kann es der etwaige Mangel an O_2 oder CO_2 nicht, oder wenigstens nicht allein sein, der diese Formstörungen bei höheren Temperaturen verursacht.

12. Ergebnis eines Kulturversuches unter Luftabschluß bei 18° C.

Im vorhergehenden Kapitel (p. 147) wurde die Ansicht ausgesprochen, daß nicht bloß die Viskosität, sondern auch die Verminderung des O_2- und CO_2-Gehaltes im höher temperierten Wasser einen Einfluß auf die Formgestaltung von Ceratium ausüben dürfte. Wir haben deshalb eine Kultur angelegt, die O_2 und CO_2 möglichst ausschloß.

Eine bestimmte Menge Wasser wurde $^1/_2$ Stunde lang ausgekocht und nach Abstellung der Flamme sofort mit Paraffinöl überschichtet und erkalten gelassen. Hierauf wurde dieses Kulturmedium mittels Pipette mit cystenhaltigem Material vom Rande her unter vorsichtiger Vermeidung des Eindringens von Luftblasen geimpft und bei 18° C belichtet.

Am 4. Tage sind fast alle Cysten ausgekeimt und eine größere Anzahl Ceratien vorhanden; die Ceratien jedoch sind fast alle verkümmert. Das will für eine Temperatur von 18° recht viel heißen.

Eine am 4. Tage an 100 Individuen vorgenommene Messung ergab:

Länge: μ	96	104	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200
Indiv.-Zahl:	1	4	6	3	5	7	14	15	8	14	8	8	2	5

Davon waren 9 % normale und 91 % anormale Formen (nämlich 22 % mit rechtem stummelförmigen Hinterhorn; 13 % mit rechtem verkürzten Hinterhorn; 56% mit Verkürzung sämtlicher Hörner (auch des Vorderhorns).

Einige Ceratien zeigen auch verkrümmte Hörner.

Wir können also aus diesem Versuche jedenfalls so viel feststellen: *O_2- und CO_2-loses (oder -armes) Wasser verhindert die Keimung nicht, sondern verzögert sie bloß. Dagegen nimmt die Entwicklung der Keime einen gestörten Verlauf, was wir an der sehr großen Zahl von Anomalien sehen ($^9/_{10}$ aller Formen).* Es ist ohne weiteres klar, daß der Mangel an O_2 im Kulturmedium wichtige Lebensvorgänge, vor allem die Atmung, hochgradig hemmen muß. Das bedeutet aber eine eingreifende Störung in die ganze Stoffwechselbilanz, wovon auch formative Vorgänge betroffen werden, was rein äußerlich durch das feine Reagens der Formanomalien zum Ausdruck kommt.

Zu der erheblichen Störung in der Atmung tritt noch die weitere Schädigung, durch die infolge des Mangels an CO_2 die Assimilation betroffen wird. Die Zelle vermag ihren Leib aus den Reservestoffen noch zur Not bis zu einer gewissen Größe aufzubauen, aber das Material reicht (einige Individuen ausgenommen) nicht mehr für die Ausbildung aller Hörner. Die phylogenetisch jüngsten Hörner, das linke und rechte Hinterhorn, gelangen nicht mehr oder nur teilweise zur Ausbildung (das rechte Hinterhorn z. B. ist in 34 % mangelhaft ausgebildet). In 56 % waren ja sogar alle Hörner verkürzt. Eine Stoffapposition findet infolge der mangelnden Assimilation nicht mehr statt. Wir sehen das Gegenteil, eine Dissimilation, einen Abbau, da ja die Zelle nur auf Kosten ihrer eigenen Substanz lebt. Das Schicksal der Kolonie ist denn auch, trotz Anwesenheit des Lichtes, das gleiche wie dasjenige der Dunkelkultur (p. 177). Das Protoplasma greift auch die Substanz des Panzers an, die Hörner erweichen, werden schlaff, fallen zusammen und hängen als schlappe Gebilde am zentralen Zelleib, der selbst eine immer undeutlichere Tafelzeichnung aufweist.

Ein Vergleich mit der normalen Brunnenwasser-Tageslicht-Kultur bei 18° C ergibt für die Kultur mit O_2- und CO_2-Mangel folgende Ab-

weichungen: 1. Starke Verzögerung der Keimung (statt 44 Std. 4 Tage). 2. Größenreduktion: Hauptmasse der Individuen mißt 136—184 μ (statt 184—216 μ). 3. Deformation (90% Anomalien, statt 2%).

Ein derart hochgradiger Mangel an O_2 und CO_2, wie wir ihn in der Kultur erzeugten, herrscht natürlich in den Gewässern der Natur nie. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, daß die Größenreduktion der Ceratien nicht bloß auf dem Einfluß erhöhter Temperatur (mit seinen biologischen Rückwirkungen) zu beruhen braucht, sondern daß auch die Verminderung des O_2 und der CO_2 im höher temperierten Wasser in Frage kommt, wie unser Versuch bei optimaler Temperatur gezeigt hat[1]).

13. Versuch mit gut durchlüftetem und bewegtem Wasser bei 18° C.

Als Gegenstück zum vorigen wurde in diesem Versuche mittels einer Wasserstrahlpumpe Luft durch die Kultur geleitet, so daß das Wasser infolge der aufsteigenden Luftblasen während der ganzen Keimung und Weiterentwicklung in beständiger Bewegung war. Die Ceratien entwickeln sich im normalen Zeitraum und zeigen auch vollständig normale Ausbildung in Form und Größe der Hörner usw. Dieses Ergebnis hatten wir, da ja der Versuch im Prinzip nichts neues bot, erwartet, umsomehr als Ceratium eine aktiv bewegliche Form ist, bei der ein Mehr oder Weniger in der Bewegung des Wassers keine Rolle spielt.

14. Ergebnis eines Temperaturversuches bei 28—30° mit nachheriger Abkühlung auf 18° C.

Die nach 2½ Tagen etwas verspätet ausgeschlüpften Ceratien zeigten die bereits beschriebenen Anomalien und laut Messung keine Individuen über 184 μ Länge. Eine größere Zahl Cysten blieb noch unentwickelt im Schlamm. Diese Kultur erfuhr nun am 5. Tage einen Rücktransport auf 18° C, bei welcher Temperatur sie sich weiterentwickelte. Am 9. Tage, also nach 4-tägigem Verweilen unter diesen neuen Bedingungen, war in dieser Kultur folgendes zu beobachten:

1. Es sind im Schlamm immer noch ziemlich zahlreiche lebensfähige, jedoch unentwickelte Cysten vorhanden. 2. Es sind zahlreiche

---

1) Dieser Versuch könnte in der Weise noch verbessert werden, daß nach möglichster Entgasung des Wassers einmal O_2 hineingeleitet würde (bei CO_2-Mangel), das andere Mal CO_2 (bei O_2-Mangel).

frisch ausgeschlüpfte Gymno- und Praeceratien von normaler Gestalt festzustellen. 3. Im freien Wasser schwimmen ausgewachsene Ceratien von normaler Gestalt und normaler Länge bis 240 μ herum.

Durch den vorausgegangenen hohen Temperaturreiz wird, wie wir sehen, die Keimung einer großen Zahl von Cysten stark verzögert. Ungünstige Temperaturverhältnisse verlängern also den Ruhezustand. Die Empfindlichkeit der Cysten gegenüber diesem Temperaturreize ist sehr ungleich, und auch die Schädigung durch die Temperatur ist recht verschieden.

Es steht fest, daß die Mehrzahl der nicht bei hoher Temperatur gekeimten Ceratien sich nach Eintritt „normaler" (d. h. niedriger bezw. optimaler) Temperatur auch wieder normal entwickelt. Gymno- und Praeceratien sind viel empfindlicher gegenüber irgendwelchen Reizen als der Cysteninhalt.

Darauf sei noch besonders hingewiesen, *daß hier mit der gleichen Kultur bei höherer Temperatur kleinere, bei tieferer Temperatur größere Ceratien erzeugt wurden.* Ein schönerer Beweis über diese Zusammenhänge ist wohl kaum zu erbringen.

15. Ergebnis eines Versuches bei 15° Anfangstemperatur und nachfolgender Erwärmung auf 28—30° C.

Die Kultur entwickelte sich bei 15° (Brunnenwasser) vorerst völlig normal. Im Zeitpunkt, wo sich eine größere Anzahl Gymno- und Praeceratien im Präparate fand, wurde die Kultur bei 28—30° weitergezogen. Die nun auf die normalen Keime einwirkende höhere Temperatur erzeugt neben wenigen normalen Ceratien die gleichen oder sehr ähnliche typische Anomalien, wie wir sie von der Kultur her kennen, die von Anfang an unter der Einwirkung der Temperatur von 28—30° stand. Dabei zeigte es sich, daß das Stadium, in dem sich der Keim befindet, von großer Bedeutung für das Entstehen einer Anomalie ist. Im Gymnodiniumstadium wird der ganze Bauplan der Zelle viel stärker gestört als im Praeceratiumstadium. Die Gymnoceratien zeigen denn auch hier und da wieder eine schlechte Ausbildung der Querfurche, die stets eine Störung des Lokomotionsapparates bedingt. Im Praeceratiumstadium dagegen spielt sich der Deformationsprozeß hauptsächlich an den Hörnern ab, und zwar ist auch hier wieder das Alter entscheidend, indem jüngere Praeceratien stärkere Hornanomalien zeigen als die älteren, bei denen oft nur — der Temperatur entsprechend — eine Hörnerverkürzung eintritt.

Es ist also experimentell möglich, jedes Entwicklungsstadium von Ceratium durch bestimmte Temperaturreize so zu beeinflussen, daß bestimmte Formanomalien entstehen.

Überblicken wir die typischen Mißbildungen, die dieser Erhitzungsversuch gezeigt hat, so sind zu erwähnen: 1. Starke Konvergenz der Hinterhörner, in einem Maße, wie wir dies bis dahin noch nicht gesehen (Fig. 10a und b). 2. Auffallend häufige Verkümmerung oder gänzliche Atrophie des rechten Hinterhorns, so daß 2-hörnige Formen entstehen, die nur ein Apikal- und ein Antapikalhorn zeigen, welche häufig selbst wieder in einem bestimmten (links offenen) Winkel zueinander stehen, Fig. 10c und e—h (stärkere Krüppelformen).

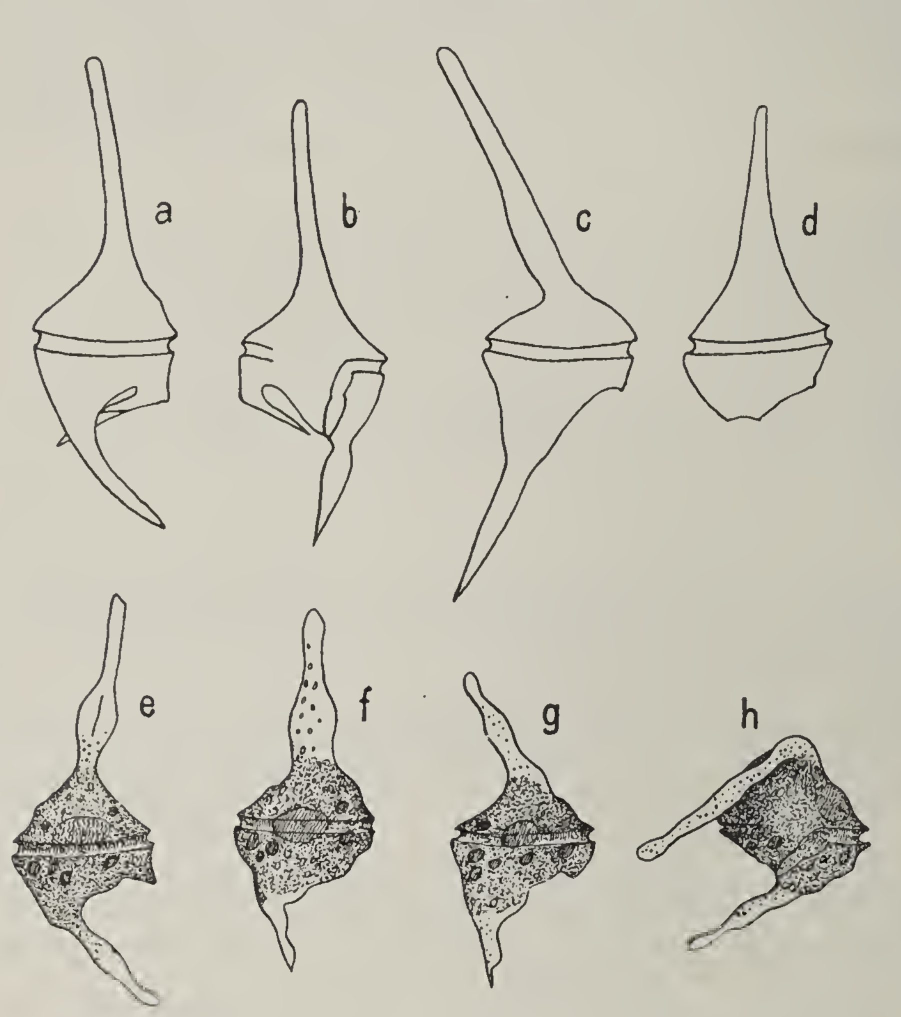


Fig. 10. Versuch mit Temperatursteigerung von 15° auf 28—30° C.

a, b Stark konvergierende Hinterhörner, besonders das rechte Hinterhorn zeigt eine abnorme Abknickung. a In Rücken-, b in Bauchansicht.

c Zweihörniges Individuum, mit fehlendem rechten Hinterhorn. Apikalhorn stark nach links gebogen, etwas aufgetrieben.

d Einhörnige Form, Aplasie der Hinterhörner.

e—h Krüppelformen mit dunkelbraunem Zellinhalt. Apikalhörner durchweg stark verbogen, knotig, bei h enorm abgeknickt. Antapikalhorn ähnlich; rechtes Hinterhorn stummelförmig oder fehlend.

3. Völlige Atrophie beider Hinterhörner (Fig. 10d). 4. Bulböse Auftreibung einiger Hörner (besonders des Apikalhorns, hier und da auch des Antapikalhorns infolge Innendrucksteigerung) (Fig. 10e—h). 5. Ringförmige Einziehung an der Basis der Hinterhörner, häufig des Antapikalhorns (Fig. 10b).

Die konstantesten Requisiten der Ceratienzelle sind das Apikal- und das Antapikalhorn; das rechte Hinterhorn, das unter „normalen“ Außenbedingungen auch zu diesen gehört, erweist sich jedoch bei veränderten Kulturbedingungen als ein unbeständiges, der Formstörung sehr zugängliches Gebilde.

Erwähnt sei noch die Nichtausbildung des 4. Horns (linkes Hinterhorn): Die Temperatur von 15° ist dieser Bildung ebensowenig günstig als diejenige von 28—30°.

Die Krüppelformen (Fig. 10e—h) zeigen einen dunkelbraunen Zellinhalt. Es handelt sich hier wiederum um schlechte Schwimmer, so daß gerade diese Formen sich meist unmittelbar über dem Schlamme aufhalten.

Also auch dieser Erhitzungsversuch von 15 auf 28—30° zeigt in formativer Hinsicht die enorm leichte Beeinflußbarkeit junger Ceratien durch die Temperatur. Recht auffallend ist die Wirkung des erhöhten Innendrucks bei denjenigen Stadien, bei denen das Exoskelett gegenüber solchen Druckschwankungen noch nicht die genügende Festigkeit erlangt hat.

16. Ergebnis des Versuches bei einer Temperatur von 35—40° C.

Cystenhaltiges Material wurde in 50 ccm Brunnenwasser im Thermostaten bei 35—40° belichtet gehalten. Nach 6 Tagen war noch keine Keimung eingetreten; die beobachteten Cysten schienen sämtlich abgestorben. Das Plasma war ballig von der Cystenwand abgerückt, d. h. es war Plasmolyse, wohl mit nachfolgender Koagulation des Protoplasten, eingetreten; auch waren die feinen Fetttröpfchen infolge der hohen Temperatur zu großen Fetttropfen, oft zu einem einzigen, zusammengeronnen. Es war somit als reine Wärmewirkung eine vollständige Dekomposition des Cysteninhaltes eingetreten. Überführung in tiefere Temperaturen blieb ohne Erfolg.

Es schienen aber doch einige Cysten dem Schicksal ihrer Genossinnen entgangen zu sein; denn als wir nach 4 weiteren Tagen die „Kultur“ mit den infolge Wärmetodes abgestorbenen Cysten nach vorher wiederholter und ergebnisloser Zentrifugierung weggießen wollten, aus Vorsicht aber das überstehende Wasser doch noch einmal zentrifugierten, fanden wir zu unserer nicht geringen Verwunderung noch einige wenige Exemplare von Ceratien, und zwar ausschließlich die f. prop. piburgense. Diese Beobachtung war für uns insofern von Wert, weil daraus hervorgeht, 1. daß diese Form kulturell die am meisten an höhere Temperaturgrade angepaßte ist; und 2. weil wir sie auch als ausgesprochene Warmwasserform vieler Seen kennen[1]).

1) Wir selbst beobachteten sie als Sommerform im Zürichsee erst beim Eintritt höherer Temperatur (Juli, Aug.), im Frühling jedoch so gut wie nie. In Übereinstimmung mit unseren Beobachtungen stehen diejenigen von Bally (ebenfalls für den Zürichsee) und von Brutschy für den Zugersee. (Letzterer Autor spricht von „Sommer- und Herbstformen“). Auch Bachmann zeichnet eine ähnliche Form von Ende August aus dem Vierwaldstättersee ab (seine Fig. 751, in: Phytoplankt. d. Süßwass. 1911).

Wir können also konstatieren: Die Temperatur von 35—40° stellt dasjenige Temperaturintervall dar, bei dem die Cysten fast sämtlich absterben. Die äußerste Grenze, bei der eine Keimung und Entwicklung ausnahmsweise noch möglich ist, dürfte für das Gros der Ceratien um 35° herum liegen [1]).

17. Das Einfrieren und Austrocknen der Cysten.

Um die Widerstandsfähigkeit der Cysten gegen ganz extreme Temperatureinflüsse, wie solche in der Natur ja regelmäßig vorkommen, kennen zu lernen, haben wir mit cystenhaltigem Material zwei Versuche gemacht: 1. Das Einfrieren, 2. das Austrocknen der Cysten.

Die Gewässer, die C. hir. bewohnt, zeigen allerdings diese Erscheinungen nie in dem Maße, daß das Einfrieren und Austrocknen bis auf den cystenhaltigen Schlamm hinabreicht. In sehr seichten Tümpeln, die besonders von C. corn., aber kaum jemals von C. hir. bewohnt werden, kann dies allerdings der Fall sein.

a) Das Einfrieren der Cysten.

Cystenhaltiges Material wurde langsam abgekühlt und während etwa 8 Std. in einem Kältegemisch von — 5° gehalten; hierauf langsam aufgetaut und zu Kulturen verwendet. Resultat: keine Keimung, die Cysten waren alle abgestorben, sie ertragen somit das Einfrieren nicht.

Die zur Kultur verwendeten (eingefroren gewesenen) Cysten zeigen bestimmte Veränderungen, die sie sofort von normalen unterscheiden lassen: Die feinen Fetttröpfchen haben sich zum Teil zu größeren Tropfen vereinigt. Das Plasma hat sich von der Wand zurückgezogen und liegt zusammengeballt im Innern. Der Farbstoff verteilt sich unregelmäßig auf den Cysteninhalt, weil die Farbstoffbehälter durch das Einfrieren offenbar durchlässig geworden sind. — Nun hätte ja der Versuch natürlich noch sorgfältiger durchgeführt werden können (z. B. durch gründliche Entwässerung der Cysten im Exsikkator vor dem Einfrieren). Unsere Versuche hatten aber mehr orientierenden Charakter.

b) Das Austrocknen der Cysten.

Cystenhaltiger Schlamm wurde langsam getrocknet, indem wir vorerst das Wasser des Schlammes bei Zimmertemperatur allmählich

---

1) Außer dieser Warmwasserform von C. hir. trafen wir noch vereinzelte Zellen von Peridinium cinctum. Auch sie erträgt noch rel. hohe Temperaturgrade. Sie ist überhaupt wärmeresistenter als C. hir.

erdunsten ließen (allerdings durfte die Verdunstung nicht zu viel Zeit n Anspruch nehmen, damit nicht Keimungsvorgänge hätten angeregt verden können, die nachher infolge des Mangels an Feuchtigkeit plötzlich um Stillstand gekommen wären, was wohl mit Vernichtung ziemlich leichbedeutend gewesen wäre). Die ausgetrockneten Cysten wurden etwa Wochen lang in diesem Zustande gehalten und dann unter optimalen Bedingungen wieder zur Kultur verwendet. Es trat keine Keimung in: alle Cysten waren infolge der Austrocknung zugrunde egangen. Der Cysteninhalt war zusammengeschrumpft, das Fett zu roßen Tropfen zusammengelaufen, der Farbstoff diffus verteilt, also ihnliche Erscheinungen wie beim Einfrieren.

Auf Grund dieser beiden orientierenden Versuche, bei denen veder eine zu brüske Abkühlung und Einfrierung, noch eine zu rasche Austrocknung stattgefunden hatte, können wir uns nun wohl erklären, laß für C. hir. gewisse Wasserbecken unbewohnbar sind (im Gegenatz zu C. corn.), also vor allem sehr seichte Tümpel, die regelmäßig is auf den Grund einfrieren oder austrocknen[1]).

Betrachtungen über die Ergebnisse der Temperaturversuche.

Unsere Temperaturversuche an C. hir. haben eine Fülle neuer Kenntnisse über diese Alge ergeben. Sind die Kulturen einmal geglückt, so erweist sich Ceratium als ein ungemein dankbares Versuchsobjekt. Nie hätten wir gedacht, daß dieser Organismus schon auf geringe Temperaturabweichungen, die das Optimum nur wenig über- oder unterchreiten, derart fein reagiert.

1. Dies zeigt sich schon mit aller Deutlichkeit an den Keimungsvorgängen, vor allem an der Keimungsgeschwindigkeit der Cysten. Auch fiel uns auf, daß Optimum der Keimung (21—24^{0}) und Optimum der Formgestaltung (15—20^{0}) nicht genau zusammenfallen.

2. Was die Geschwindigkeit des Wachstums anbetrifft, o folgt diese der allgemeinen Regel: sie ist (wie bei den meisten Organismen) im Anfang sehr bedeutend und nimmt später relativ und ibsolut immer mehr ab; oder, um in unserer Terminologie zu sprechen: die Wachstumsgeschwindigkeit ist für C. im Gymnodinium- und Praeceratiumstadium rasch, nimmt aber schon gegen das Ende der letzteren Phase beträchtlich ab, um in der Ceratiumphase den niedersten Wert zu erreichen. Andere Prozesse (vor allem die Teilung) treten dann in den Vordergrund.

---

1) Die Cysten von Cerat. cornutum sind denn auch, wie wiederholte eigene Beobachtungen gezeigt haben, und wie auch aus Abbildungen von Schilling und Folgner zu ersehen ist, mit beträchtlich dickerer, geschichteter Membran versehen.

Temperaturen	Cysten Keimung	Gymnodiniumstadium Dauer	Praeceratiumstadium Dauer	Ceratium-Stadium Länge: μ	Hörnigkeit[1])	Spreizung	Normal %	Anomalien %
—5°	gehen zugrunde	—	—	—	—	—	—	—
0—4°	keine Keimung	—	—	—	—	—	—	—
4—7°	Dauer ca. 4 Wochen	—	—	—	—	—	—	—
7—9°	vom 7. Tage an	10—12 Stdn.	ca. 24 Stdn.	80—100	1-, 2- hörnig 3-hörn. selten		0	100
10—12°	nach 5 Tagen	4—6 Stdn.	12—16 Stdn.	144—232 (152—200)	2-hörn.: 14 % 3 „ 86 %	Formen mit parallelen Hinterhörnern, bezw. mäßiger Spreizung derselben	52	48
13—14°	nach 4—4½ Tagen	2—3 Stdn.	6—7 Stdn.	144—240 (160—200)	2-hörn.: 6 % 3 „ 72 % 3½ „ 19 % 4 „ 3 %		90	10
15°	nach 46 Stunden	ca. 2 Stdn.	ca. 6 Stdn.	152—256 (184—208)	3-hörn.: 61 % 3½ „ 35 % 4 „ 4 %		98	2
16—18°	nach 44 Stunden	ca. 2 Stdn.	ca. 6 Stdn.	160—248 (184—216)	3-hörn.: 62 % 3½ „ 34 % 4 „ 4 %		98	2
23—26°	nach 36 Stunden Optimum d. Keimung	1½—2 Stdn.	4—5 Stdn.	136—232 (160—200)	3-hörn.: 35 % 3½ „ 35 % 4 „ 30 %	auffallend verstärkt	90	10
28—30°	verzögert u. unregelmäßig. Erste Keimung nach 56 Stunden usw.	2—2½ Stdn.	ca. 6—8 Stdn.	96—184 (136—168)	2-hörn.: 10 % 3 „ 67 % 3½ „ 9 % 4 „ 14 %	z. T. verstärkt	38	62
35—40°	gehen zugrunde (exkl. seltenste Ausnahmen). Beim Austrocknen stets †	—	—	—	—	—	—	—

1) Die Bezeichnung „3½-hörnig" ist eine Abkürzung für „wenig entwickeltes 4. Horn".

Betrachten wir noch die Bedeutung der Temperatur für die Wachstumsgeschwindigkeit. Da hat sich ja im allgemeinen eine bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen der Beschleunigung der Wachstumsgeschwindigkeit und der Beschleunigung der meisten chemischen Reaktionen infolge Temperatursteigerung gezeigt, indem bei letzteren die Reaktionsgeschwindigkeit infolge einer Temperaturerhöhung um 10° jedesmal verdoppelt oder verdreifacht wird. Über die Raschheit der Entwicklung ist besonders von zoologischer Seite [s. Rhumbler[1]), Herbst[2]) u. a.], ein beträchtliches Tatsachenmaterial zusammengetragen worden, das zur Aufstellung von bestimmten Entwicklungskoëffizienten geführt hat. Wir haben versucht, diese Gedankengänge auch auf die Keimungsgeschwindigkeit der Cysten (als den am besten übersehbaren Wachstumsprozeß) anzuwenden[3]).

Der Faktor, welcher angibt, um das Wievielfache eine Reaktion durch eine Temperaturerhöhung um 10° beschleunigt wird, ist als Q_{10} bezeichnet worden (van t'Hoff). Dieses Q_{10} gibt das Verhältnis an, das besteht zwischen dem Geschwindigkeitskoëffizienten k bei x^0 zu dem bei $x + 10^0$, also $Q_{10} = \frac{k_{x+10}}{k_x}$.

Für 10—12° z. B. ist die Keimungsgeschwindigkeit (Kg.) ca. 5 Tage = 120 Std.; für 20—22° dagegen ist die Kg. $1^1/_2$ Tag = 36 Std.

Die Differenz zwischen der Temperatur T der letzten Kultur, die als „Wärmekultur“ a bezeichnet sei, und der ersteren, die „Kältezucht“ b heißen möge, beträgt (durchschnittlich) 10°, also $T_a - T_b = 10$, folglich $T_a = T_b + 10$. Berechnet werden soll die Beschleunigung der Entwicklungsphase von der Einleitung der Keimung bis zum Austritt des Keimlings bei Erhöhung um 10°. Die Zeit Z umfaßt bei der Wärmekultur a 36 Std., bei der Kältezucht b 120 Std. Die Zeiten Z_a und Z_b verhalten sich zueinander wie $\frac{Z_a}{Z_b} = \frac{36}{120}$.

Die Geschwindigkeiten der Entwicklung k_a und k_b verhalten sich umgekehrt wie die Zeiten, demnach ist $\frac{k_a}{k_b} = \frac{120}{36}$.

---

1) Handwörterbuch d. Naturwiss. Bd. X. p. 364 und ff.

2) Ibid. Bd. III, p. 598 und ff.

3) Vgl. auch die Abh. von Karl Peter „Der Grad der Beschleunigung tierischer Entwicklung durch erhöhte Temp.“. Arch. f. Entwicklungsmech. 1906, Bd. XX, p. 142 ff.

Da nun $Q_{10} = \frac{k_{b+10}}{k_b} = \frac{k_a}{k_b}$ ist, so haben wir den zahlenmäßigen Ausdruck der Beschleunigung für 10°, den Quotienten Q_{10}, erhalten; somit ist $Q_{10} = \frac{120}{36} = 3{,}33$.

Für 13—14° beträgt die Kg.: 4—4½ Tag, also im Mittel 102 Std.,
„ 23—24° „ „ „ 36 „
Somit errechnet sich $Q_{10} = 2{,}8$.

Diese Werte für Q_{10} stimmen für dieses Intervall somit ziemlich gut mit dem, was oben über die Geschwindigkeitsbeschleunigung von Wachstums- und chemischer Reaktion bei Zunahme um 10° gesagt wurde.

Aber schon bei Berücksichtigung tieferer Temperaturintervalle stoßen wir auf Abweichungen; indem Q_{10} bei niederen Temperaturen größer ist als bei höheren.

Für das Intervall
7—9° ist die Kg. im raschesten Falle ca. 7 Tage = 168 Std.,
bei 17—19° „ „ „ „ „ „ „ 44 Std.
Somit ergibt sich für $Q_{10} = 3{,}8$.
Bei 4—7° endlich ist die Kg. ca. 4 Wochen = ca. 672 Std.,
„ 14—17° „ „ „ „ im Mittel = „ 73 „
Q_{10} ergibt somit den hohen Betrag von 9, 2.

Diese Vergrößerung des Wertes Q_{10} bei niederen Temperaturen ist nun aber auch für zoologische Objekte bekannt [z. B. beträgt Q_{10} für die Furchungsgeschwindigkeit des Arbacia-Eies nach J. Loeb[1]) im Intervall 7—17° = 7,3, für 8—18° 6,0 usw., hingegen von 12—22° 3,3; von 15(16)—25(26)° 2,6 usw.].

Wir stellen also fest, daß Q_{10} für die Keimungsgeschwindigkeit der Ceratiumcyste gute Übereinstimmung zeigt mit zoologischen Ergebnissen; daß dieser Temperaturkoëffizient für Temperaturintervalle verschieden ist (groß für niedere, kleiner für höhere Temperaturen).

Der Verlauf der Keimungskurve gleichaltriger Cysten bei verschiedenen Temperaturen entspricht, wenn man auf der Abszissenachse die Temperaturen (von 5 zu 5°) und auf der Ordinatenachse die Stunden bzw. Tage aufträgt, ungefähr einer Parabel (Fig. 11).

3. Die drei physiologischen Kardinalpunkte der Temperatur. Bekanntlich existiert für jedes lebende Wesen eine untere

---

1) cit. nach Hwb. d. Natw. Bd. III, p. 599.

ınd eine obere Temperaturgrenze, bei denen eine Entwicklung gerade ıoch möglich ist, das sogenannte Minimum und das Maximum. Zwischen liesen beiden Grenzen (jedoch sehr häufig viel näher dem Maximum) befindet sich die für die Entwicklung günstigste Temperatur, das Optimum. Für C. hir. bestimmten wir das Min. bei ca. 5°; das Opt. bei 15—23°, las Max. bei ca. 35°. Bezeichnen wir innerhalb des optimalen Intervalls jene Temperatur als absolut optimale, bei der nach kürzester Keimungszeit die bestentwickelten (4-hörn.) Formen in größten Prozenten vorkommen, also um 23° herum, so finden wir, daß auch hier das absolute Optimum ebenfalls dem Maximum näher liegt als dem Minimum (5° . . 23° . . 35°). — Die Kardinalpunkte sind durch allmählige Akkommodation verschiebbar, deshalb begegnen wir in der Natur manchen lokalen Eigentümlichkeiten. Dahin gehören vor allem die perennierenden Formen von C. hir. in vielen Seen.

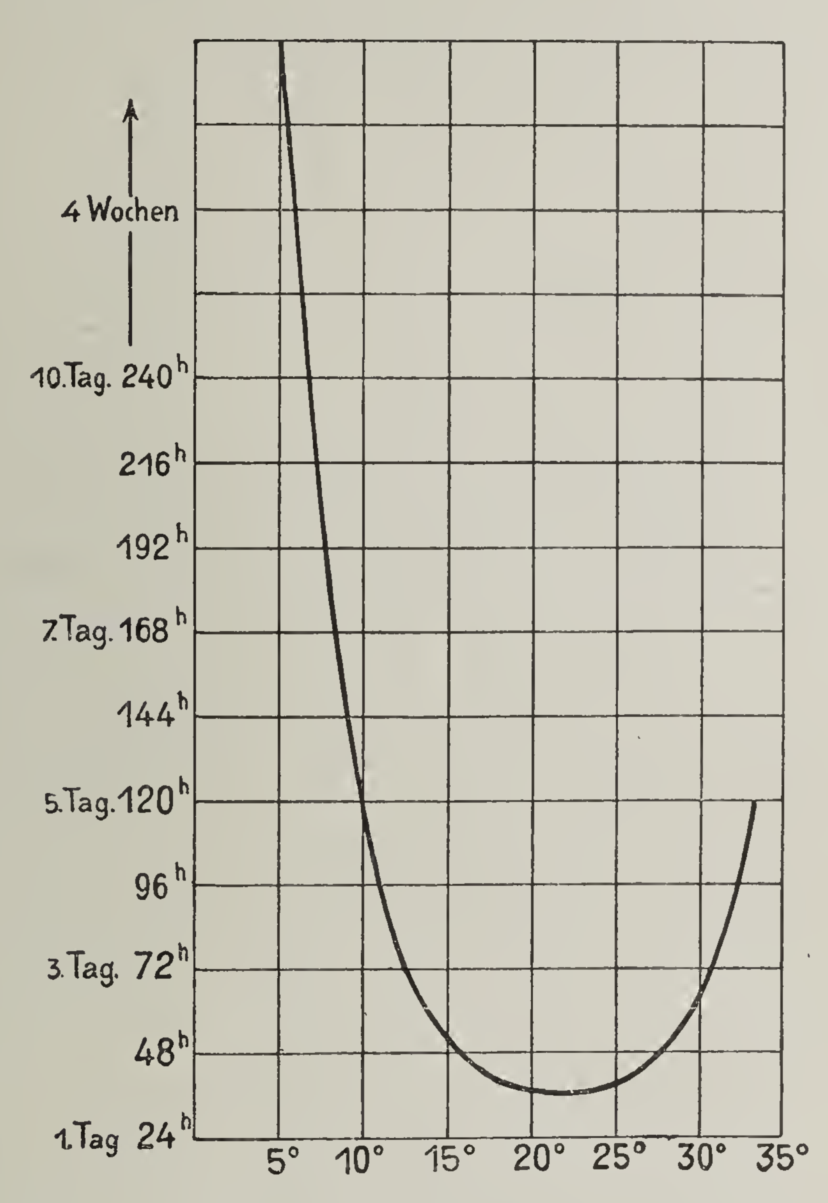


Fig. 11. Keimungskurve der Cysten von Ceratium hirundinella O. F. M.

4. Bei einem plötzlichen Temperaturwechsel nach oben oder nach unten versuchen die Ceratien, sich auf den neuen Wärmegrad einzustellen. Sind äußerlich sichtbare Kälte- oder Wärmeschädigungen an der Zelle, besonders im Praeceratium- und Ceratiumstadium, schon eingetreten, so können sie nicht mehr rückgängig gemacht werden. Nicht selten können auf diese Weise Kombinationswirkungen von Wärme und Kälte an einer und derselben Zelle zum Ausdruck kommen. Im Gymnodiniumstadium scheinen sich wegen der erhöhten Anpassungsfähigkeit die Schädigungen bis zu einem gewissen Grade wieder reparieren zu können.

5. Welche Temperaturen erzeugen normale Individuen, und welche wirken deformierend?

Das Intervall	4— 7°	lieferte	0 %	normale Ind.,	100 %	Anomalien.	
„ „	7— 9°	„	0 %	„ „	100 %	„	(1- u. 2-, selten 3-hörn.)
„ „	10—12°	„	52 %	„ „	48 %	„	ohne r. Hi. ho., stummelfg. r. Hi. ho.
Die Temp. v.	15°	„	97 %	„ „	3 %	„	(Gabelung d. Hi. hö.)
Das Intervall	16—18°	„	98 %	„ „	2 %	„	(„ „ „ „)
Die Temp. v.	21°	„	98 %	„ „	2 %	„	(Gabelhörner).
Das Intervall	23—26°	„	90 %	„ „	10 %	„	

Verkürzg. u. Fehlen d. r. Hi. ho. . . . . 2 %
Säbelfg. Krümmung d. r. Hi. ho. . . . . . 2 %
Konvergenz d. Hi. hö. . . . . 1 %
Gabelung d. Hi. hö. . . . . 2 %
Abknickung d. Vord. ho. . . . . 3 %

Das Intervall 28—30° lieferte 38 % normale Ind., 62 % Anomalien.

Starke Verkürzg. bzw. Fehlen d. Hi. hö. ca. 20 %
R. Hi. ho. stummelförm. oder 0 . . . . . 18 %
Antapik. ho. stummelförm. oder 0 . . . . 8 %
Konvergenz d. Hi. hö. . . . . 10 %
Gabelung (r. Hi. ho.) . . . . 5 %
Vorderhorn bulbös . . . . 4 %
Vord. ho. stark gekrümmt, bzw. geknickt . 2 %

Das Intervall 35—40° lieferte 0 % normale Ind., 0 (bzw. x) % Anomalien.

Wir sehen aus dieser Zusammenstellung, wie die Temperaturen unter 15° und diejenigen über 23° eine zum Teil deformierende Wirkung auf die Ceratien ausüben. Am deletärsten wirken die tiefen Temperaturen.

Während die Hauptschädigung bei den tiefen Temperaturen auf eine abnorme Innendruckssteigerung zurückführbar zu sein scheint, treten bei den hohen Temperaturen andere Schädigungsmomente in den Vordergrund. Die Untersuchungen von O. Hartmann [Graz][1]): „Über den Einfluß höherer Temperaturen auf Morphologie und Zytologie der Algen" sind geeignet, auch auf unsere Beobachtungen Licht zu werfen. Nach dem genannten Autor ist der Stoffumsatz „in der Wärme nicht nur beschleunigt in dem Sinne, daß alle Prozesse eine gleichmäßige Erhöhung ihrer Intensität erfahren, sondern die Ökonomie des Stoffwechsels ist . . ganz bedeutend herabgesetzt; . . . d. h. es wird relativ und absolut viel mehr dissimiliert und veratmet, wodurch es klar ist, daß nicht Aufbau neuer plasmatischer Substanz parallel dem Zellwachstum erfolgen kann, sondern der Abbau . . . überwiegt". Es ist für hohe Temperaturen ganz allgemein charakteristisch, daß die Stoffwechselbilanz, oder sagen wir der Biotonus (das Verhältnis von Assimilation zu Dissimilation, A.:D.), dauernd zu Ungunsten der assimilatorischen Phase verschoben ist, das bedeutet eine negative Bilanz, eine

1) Archiv f. Entwicklungsmech. d. Org. 1918.

ıbstanzverarmung, die deswegen eintritt, weil auch die verfügbaren asmamassen veratmet werden.

Betrachten wir unsere normalen Ceratiumformen von diesem esichtspunkte aus, so fällt uns schon an ihnen auf, daß sie mit höherer ärme eine immer stärkere Größenreduktion erleiden, die möglicherweise die Folge eines mehr oder weniger starken Mißverhältnisses im uotienten von A:D ist. Dazu kommt noch, daß bei höherer Temperatur das 4. Horn wieder weniger häufig ausgebildet wird, ähnlich e bei niedrigen Temperaturen. Offenbar kommt hierin ein ökonomisches alten mit den vorhandenen und neuzubildenden Materialien zum Ausruck. Man hat sich daran gewöhnt, die Größenreduktion von Schwebeganismen als eine Reaktion auf veränderte Wasserviskosität auffassen. Aber diese Größenreduktion kommt in höherer Temperatur ıch bei festsitzenden, also unbeweglichen Algen vor, wie O. Hartann nachgewiesen hat. Für Ceratium ist es ja sehr auffallend, daß hon die erste, aus den Cysten ausgeschlüpfte Generation eine der emperatur entsprechende Größenreduktion zeigt. Schon der Cysten-halt und ganz besonders die Jugendstadien werden wahrscheinlich im nne des Mißverhältnisses von A:D derart beeinflußt, daß sogleich einere Warmwasserformen entstehen. Es gilt in Zukunft, die Größenrhältnisse gewisser Schwebeorganismen von diesem physiologischen andpunkte aus mehr zu berücksichtigen.

Nun noch die Anomalien. Es fällt auf, wie gerade in n höheren Temperaturgraden (28—30°) in einem großen Prozentz starke Hörnerverkürzungen oder gar Nichtausbildung einzelner örner vorkommen. Ist dies vielleicht der Ausdruck einer durch die ot diktierten Spartendenz der Zelle? Auffallend ist, wie eine bemmte Reihenfolge bei dieser Reduktion innegehalten wird: daß das Horn bei höherer Temperatur schon normalerweise viel häufiger terdrückt wird, haben wir soeben hervorgehoben. Von den drei konnten Hörnern finden wir am meisten das rechte Hinterhorn stummelmig verkürzt oder gänzlich fehlend; weniger häufig das Antapikalrn, noch seltener findet im allgemeinen eine Reduktion am Vorderrn statt. Diese Reihenfolge wird uns nachher noch einmal beıäftigen.

Ähnliche Deformitäten wie bei diesen hohen Temperaturen finden r bei den niederen (besonders bei 7—9°). (Vor allem Verkürzung s rechten Hinterhorns, so daß 2-hörnige Ceratiumformen resultieren.) i den Kältekulturen kommen sehr wahrscheinlich noch andere störende ozesse in Frage, als wir dies für die Wärmekulturen ausgeführt

haben. Die Schädigungen setzen schon sehr frühe ein, so daß schon der größte Teil der Gymnoceratien deformiert ist. Im Vordergrund steht die Wirkung erhöhten Innendrucks. Bei vielen Zellen ist nicht bloß das Plasma, sondern auch der Kern gewaltig gequollen und die Membran äußerst zart, so daß sie sehr leicht platzt. Der normale Abbau der Reservestoffe (Fett) muß hier insofern auf ein pathologisches Geleise geraten sein, als vorwiegend saure (stark osmotisch wirksame) Umsetzungsprodukte gebildet werden, die unter beträchtlicher Wasseraufnahme eine Quellung des Zelleiweißes herbeiführen, wodurch sowohl die Zellmembran gewaltig ausgedehnt, als auch der intrazellulare Druck erheblich gesteigert wird (Quellungsdruck). Der Zelle geht bei dieser niederen Temperatur offensichtlich auch die Turgorregulierung verloren; die gewaltige Vergrößerung der Gymnoceratien, das Aufquellen ihres Leibes ist rein passiv. Daß auch enzymatische Prozesse bei dieser zu hohen H-Jonenkonzentration gestört werden, ist sehr wahrscheinlich.

Wir müssen noch kurz der übrigen Anomalien gedenken, die nicht bedingt sind durch Substanzersparnis bzw. mangelhafte Ausbildung von Hörnern, sondern eher durch das Gegenteil. Dahin gehören die Gabelhörner. Sie sind aufzufassen als luxurierende Bildungen infolge eines schon im Gymnodinium- oder Praeceratiumstadium entstandenen traumatischen Reizes (kleiner Riß an einer Hornanlage?). Meist handelt es sich um die Hinterhörner (besonders rechtes Hinterhorn). In einer Kultur von 24—26° konnten wir feststellen, daß fast alle Gabelungen das rechte Hinterhorn betrafen. Es ist auffallend, wie diese Gabelhörner hauptsächlich in der optimalen Temperaturlage, ganz besonders aber in höheren Temperaturen gebildet werden, also dort, wo Assimilation und Dissimilation sonst noch im Gleichgewicht stehen. Es muß sich da offenbar um eine erhöhte Lädierbarkeit der Membran handeln. Horngabelungen in tieferen Temperaturen sind selten.

Von den Hornanomalien, die infolge von Richtungsabweichungen entstehen, sind diejenigen mit Konvergenz der Hinterhörner typische Wärmeanomalien. Starke Abknickungen dagegen kommen bei Kälte- und Wärmeformen vor; allerdings gesellen sich zu den ersteren noch andere Schädigungen, wie abnorme Kürze oder wellenförmige Verbiegung, während bei den Wärmeanomalien die Hörner (häufig das Vorderhorn) in toto, schon von der Basis an, wie in einem Gelenke abgeknickt sind. — Eine weitere Hornanomalie ist die bulböse Auftreibung an der Basis (seltener im Verlauf) der Hörner, wohl entstanden infolge wachsenden Innendruckes im Übergangsstadium vom Praeceratium zum Ceratium. Welche Ursache und Bedeutung die Ab-

knickung oder säbelförmige Krümmung der Hörner hat, ist schwer zu sagen. Nicht selten bekommt man den Eindruck, als handle es sich da um Vorgänge aus statischen Gründen. — Das Gegenstück zur basalen bulbösen Auftreibung ist die basale Einschnürung, besonders an den Hinterhörnern; sie ist eine Wärmeerscheinung.

6. Über die mehr oder weniger starke Spreizung der Hinterhörner war schon mehrfach die Rede. Parallele Hörner werden in der Wärme sehr häufig divergent, spreizend; es kommt aber merkwürdigerweise, wie wir gesehen haben, auch das andere Extrem bei recht hohen Wärmegraden vor, Konvergenz. Die sogenannte gracile-Form mit ihren „parallelen" Hinterhörnern „verschwindet" immer mehr bei höheren Temperaturen (schon von 23° an), allerdings nur scheinbar; infolge der Hörnerspreizung verliert sie ihren gracile-Charakter und nähert sich ganz der f. austriacum bzw. ist von ihr kaum mehr zu unterscheiden. Also schon innerhalb der biologischen Wärmeskala versagt das der f. gracile beigelegte Hauptmerkmal: Parallelität der Hinterhörner. Auf die Richtung der Hörner ist also für C. hir. keine sichere Formengliederung aufzubauen. Sie paßt im besten Falle für einen kleinen Temperaturausschnitt, versagt aber schon innerhalb bzw. gegen das obere Ende der biologischen Wärmeskala. Aber auch die Hörnerlänge ist eine recht variable Größe und nur mit äußerster Vorsicht für systematische Zwecke benutzbar. Am konstantesten ist noch die Breite der Zelle, die Br. Schröder[1]) in seinem Bestimmungsschlüssel für die Formtypen von Ceratium eingeführt hat. Es ist auffallend, wie mit erhöhter Temperatur unsere Prozentzahlen von f. gracile ab- und diejenigen von f. austriacum zunehmen. Lokale Mengenunterschiede an den Entnahmestellen des Materials zugegeben, fällt doch auf, daß sich zwischen f. gracile und f. austriacum bei hohen Temperaturen die Unterschiede ganz verwischen[2]).

1) Die neun wesentl. Formentypen von C. hir. — Arch. f. Naturg. 1918, 84. Jahrg.

2) Am regelmäßigsten ist stets unsere 3. Form wieder zu erkennen; sie ist charakterisiert durch ihre Schlankheit, die selbst wieder erzeugt wird durch den konisch ansteigenden Apikalteil der Zelle, der sich langsam in das Apikalhorn verjüngt. Mit viel größerer Berechtigung müßte man eigentlich diese Form als gracile-Form bezeichnen; sie ist etwas schmäler und kleiner, als die von Bachmann als f. gracile bezeichnete. Außerdem hat sie eine ganz besonders auffallende Cyste (s. I. Teil p. 344) und besitzt einen mehr stenothermen Charakter als die beiden anderen Formen. Als ausgesprochene Wärmeform vermag sie sich noch ausnahmsweise in Temperaturen zu entwickeln, bei denen die beiden anderen Formen dem Wärmetod erliegen.

Mit diesen Angaben soll nur gezeigt werden, daß es für die Charakterisierung von speziellen Typen recht viel braucht (mehr als man bisher geglaubt hat): Berücksichtigung der Cysten, Verhalten in verschiedenen Temperaturlagen, wenn möglich die experimentelle Nachprüfung der Variationsbreite. Wir wollen es den Systematikern überlassen, die notwendige Revision ihrer Systeme vorzunehmen.

7. Die Hörnerzahl. 3- und 4-Hörnigkeit ist im optimalen Temperaturintervall Regel. 2-Hörnigkeit tritt hier und da auch noch in dieser Temperaturlage als Durchgangsstadium in die Erscheinung. Persistierende 2- und 1-Hörnigkeit und die Bedingungen ihres Zustandekommens jedoch haben wir erst durch unsere Kulturen in größerem Maßstabe kennen gelernt.

2-Hörnigkeit entsteht in der Regel durch den Ausfall des rechten Hinterhorns (bei Abwesenheit des linken Hinterhorns). Der Hörnerbesitz dieser Formen beschränkt sich auf Apikal- und Antapikalhorn. Das rechte Hinterhorn ist dabei entweder völlig unterdrückt oder nur äußerst kurz. Auch kurze Hornstummel verändern meist den Eindruck des Ganzen als 2-hörniges Individuum nicht. Es ist auffallend, daß diese 2-Hörnigkeit sich bei tiefen und hohen Temperaturen einzustellen pflegt, eine merkwürdige Konvergenz der Erscheinung. Schon im Temperaturintervall von 7—9° trat sie hervor; von 10—12° betrug der Anteil solcher Formen sogar 14%. Bei 23—26° zeigte sich wiederum Verkürzung und Fehlen des rechten Hinterhorns und zwar in 2%, bei 28—30° jedoch in 18%. 2-hörnige Formen sind also Kälte- und Wärmeformen.

Noch auffallender ist das Auftreten 1-hörniger Formen. Sie kommen dadurch zustande, daß alle Hinterhörner ganz oder bis auf Rudimente fehlen und nur noch das Vorderhorn übrig bleibt. Diese Formen sind lebens- und bewegungsfähig. Im „Kälte“intervall von 7—9° treten sie regelmäßig auf; bei 10—12° sind sie uns nicht aufgefallen. Dann treffen wir sie erst wieder im Temperaturintervall 28—30° an, also in den tiefsten und höchsten Intervallen. Der die Aplasie beider Hinterhörner hervorrufende Temperaturreiz dürfte somit quantitativ eher noch etwas stärker sein als derjenige, der die 2-hörnigen Formen erzeugt.

Die temperaturbedingte, schrittweise Reduktion von der 4- zur 1-Hörnigkeit ist sehr überraschend. In erster Linie fällt uns die Reihenfolge der der Reduktion zum Opfer fallenden Hörner auf: 4. oder linkes Hinterhorn, dann rechtes Hinterhorn, schließlich Antapikalhorn. Das konservativste der Hörner ist das Apikalhorn. Verglichen mit der normalen

Hornentwicklung (s. I. Teil, Kap. Praeceratium, p. 354 u. ff.), stellt sich dieser Reduktionsgang genau als die Umkehrung des normalen Entwicklungsganges dar. Ob sich in der Reihenfolge der normalen Hornentwicklung auch ein phylogenetischer Entwicklungsgang abspiegelt, wissen wir nicht. Man wäre fast versucht, einen solchen anzunehmen. Dann könnte man sagen, daß das phylogenetisch älteste Horn als das konstanteste, stabilste erscheint und die phylogenetisch jüngeren Hörner weniger stabile Teile der Zelle und als solche der Variabilität mehr unterworfen sind (siehe G. Huber, Formanomalien von Ceratium hirund., Int. Rev. 1914).

Bei der natürlichen Entwicklung der Hörner an der Zelle müssen wir für die Zeit, in der die jeweilige Bildung irgend eines Organs stattfinden soll, einen erhöhten Afflux von Baumaterial annehmen. Das konnten wir bei günstigen Objekten hier und da in Form eines außerordentlich feinen Körnchengewimmels oder einer feinen Strömung deutlich verfolgen. Da die Reihenfolge der Hörnerentwicklung erblich fixiert ist (und damit auch die Zeit, wo der zu den betreffenden Baustellen hindirigierte Afflux stattzufinden hat), erfolgt zuerst die Anlage des Apikal- und kurz nachher des Antapikalhorns, hierauf des rechten und dann des linken Hinterhorns. Nehmen wir nun an, daß im Reservestand (der erste Aufbau der Zellbestandteile geht auf Kosten der Reserven) ein Mangel besteht oder sich fühlbar macht, dann werden zuerst wohl die Polhörner ihr Material erhalten, und wenn dann noch etwas verfügbares Material übrigbleibt, auch das rechte und das linke Hinterhorn. Auf Grund dieser zeitlichen Aufeinanderfolge verstehen wir dann sehr wohl, weshalb das rechte Hinterhorn so oft fehlen kann, und daß wir eigentlich nie oder nur selten z. B. das linke Hinterhorn vorfinden, wo das rechte fehlt (Ausnahmen sind wohl anderen Ursachen zuzuschreiben). Wir verstehen dann auch, weshalb 1-hörnige Formen nur noch das Apikalhorn besitzen und nicht irgend ein anderes Horn. Es handelt sich hier also um einschneidende ökonomische Fragen für den Zellhaushalt[1]).

---

1) Bei dieser Gelegenheit möchten wir noch auf die fraglichen Kopulationsvorgänge, die zuerst Zederbauer (Geschlechtl. u. ungeschlechtl. Fortpfl. von C. hir., Ber. d. d. bot. Ges. XXII, 1904) und nach ihm Entz jun. (Die Organisationsverhältn. einiger Peridineen, Math. u. naturw. Ber. aus Ungarn, Bd. 1907 [1909]) beobachtet haben, etwas näher eingehen. Seit diesen beiden Publikationen ist es bezüglich der Frage der Konjugation bei Ceratium wieder recht stille geworden, was allerdings nicht hindert, daß diese Schriften hier und da zitiert werden, und daß man anscheinend ganz übersieht, daß es sich da eigentlich mehr um Vermutungen als um gesicherte Beobachtungen handelt.

Zustände, wie sie von Zederbauer und Entz als Ausgangspunkt für ihre Deduktionen benutzt werden, haben wir sowohl in unseren Kulturen als auch in

Unsere Temperaturversuche ergaben also vom morphologischen bzw. morphogenetischen Standpunkte aus folgendes: Die Temperatur wirkt auf die Ceratiumzelle als mächtiger formativer Reiz. Je nach der Höhe der Temperatur vermag diese das Protoplasma so zu beeinflussen, daß bestimmte Bildungsprozesse gehemmt oder gänzlich unterdrückt,

---

den an Planktonmaterial vorgenommenen Paralleluntersuchungen häufig beobachtet. Z. geht von Material aus dem Caldonazzosee aus (Dez. 1901). Die Temperatur des Wassers ist nicht angegeben; sie mag vielleicht 4—6° C gewesen sein. Wir glauben nun kaum, daß die Temperatur des jeweils untersuchten Wassertropfens (und wohl auch des gesammelten Materials) konstant auf dieser Höhe geblieben ist (wenigstens verlautet in der Darstellung von Z. über diese physiologisch außerordentlich wichtige Forderung nichts). Wir sahen nun ganz regelmäßig an unseren Kulturen und an lebenden Seewasserproben, daß die Ceratien mit der unvermeidlichen Erwärmung des Wassertropfens (wenn nicht besondere Vorsichtsmaßregeln getroffen wurden) auf dem Objektträger einen Plasmaaustritt zeigten, der alle Übergänge aufwies von der winzigen Blase bis zum völligen Austritt des Zellinhaltes. (Veränderung der osmotischen Spannung bei erhöhter Temperatur.)

Bei den vielen Tausenden von Individuen, die eine Planktonprobe enthält, ist die Wahrscheinlichkeit nun recht groß, daß sich zwei Individuen mit der ausgetretenen Protoplasmablase, in der sich der Kern und andere Zelleinschlüsse fast regelmäßig finden, berühren bezw. aneinander kleben, und zwar finden sich da alle Möglichkeiten der Stellung, in der diese Berührung stattfindet. Diese kommen auch in den von den genannten Autoren gegebenen Abbildungen zum Ausdruck; bei Z. das angebliche Aufeinanderliegen im Winkel von 180° und 90° und bei E. die ventrale Berührung bei gleichsinniger Hörnerrichtung. Alle diese Möglichkeiten haben wir in Hunderten von Fällen auch gesehen; es ist uns aber nie eingefallen, dahinter einen Konjugationsakt zu erblicken, weil wir stets den Eindruck hatten, daß es sich da um absterbende Individuen handle, die der Zufall zusammengeführt habe. Daß da mit den feineren Beobachtungen nicht alles klappt, geht aus Fig. 4 Zederbauer hervor: der Verlauf der Querfurche ist falsch gezeichnet. Auch die Zeichnung, in der das Teilungsstadium dargestellt ist, Fig. 13, ist aus dem gleichen Grunde unrichtig. Dieses Stadium beweist zudem doch sicherlich für die vermutete Konjugation nichts. Schon Schilling (Dinoflagellatae [Peridineae], Heft 3 der Süßwasserflora, herausgeg. von Pascher 1913) hat an dieser Arbeit (noch über einige andere Punkte) sehr berechtigte Kritik geübt.

Hat Z. mit absterbendem Material gearbeitet, so hat E. für seine Darstellung sogar fixiertes Material (Plattensee, Okt. 1901) benutzt. Er betont ausdrücklich, daß er trotz aller seiner Bemühungen den Vorgang an lebenden Ceratien nicht sehen konnte. Daß er 3-hörnige Cysten in seinem Herbstmaterial gefunden hat (Taf. X, Fig. 7 u. 9), glauben wir ihm gerne und ebenso, daß er auch durch Plasmamassen verbundene Ceratien wahrgenommen hat. Daß aber, wie auf Taf. X, Fig. 4 dargestellt wird, ein „leerer Panzer, welcher mit einem panzerlosen Exemplar verbunden ist“, mit dem „Konjugationsakt“ in Verbindung gebracht wird, das wird ihm niemand glauben, der selbst schon viel Plankton gesehen hat. In dieser Figur handelt es sich um nichts anderes, als um einen Panzer und dessen aus ihm heraus-

andere zu verstärkter Tätigkeit angeregt oder in ganz andere Bahnen gelenkt werden. Es handelt sich dabei um sehr verwickelte Reaktionen, deren Analyse großen Schwierigkeiten begegnet. Manche dieser Reaktionen werden gewissermaßen nach außen projiziert und führen zu Abweichungen im normalen Formbildungsprozeß, wobei die Hörner als ganz besonders empfindliche Zellteile anzusehen sind.

---

getretenen, eigenen Inhalt, der noch durch einen kleinen Rest mit der Hülle verbunden ist. Es ist ja merkwürdig, daß der Inhalt von Ceratium oft in toto aus dem Panzer heraustreten kann (meist dann, wenn dieser irgendwo klafft, häufig am Gürtelband, aber sehr wahrscheinlich bei intaktem Panzer auch aus der Geißelspalte). Wir sahen dieses Heraustreten des nackten Inhaltes, wobei der äußere Umriß gewahrt bleibt, fast nur bei Ceratien höher temperierten Wassers. Alsdann findet man auch stets panzerlose (natürlich abgestorbene) Ceratien oft in großer Anzahl vor. Vor dem Ablösen aus dem Panzer findet eine Art Plasmolyse statt, und durch Reizbewegungen des Plasmas kommt das Hinaustreten des protoplasmatischen Inhaltes zustande. Ähnliche Zustände, wie sie in der Fig. 4 wiedergegeben sind, stellen Taf. X, Fig. 3 u. 6 dar, wo ein leerer Panzer sogar mit einer „Cyste“ durch eine Plasmabrücke in Verbindung stehen soll. Sicherlich handelt es sich auch da nicht um Cysten, sondern um frisch ausgetretenen, kontrahierten und fixierten Zellinhalt. Wir können also E. in der Deutung dieser Zustände (und vor allem seiner Schlußfolgerungen) durchaus nicht beipflichten. Auch die Beobachtungen bezüglich der Kerne stehen auf schwachen Füßen. So können wir uns denn des Eindrucks nicht erwehren, daß hier um jeden Preis ein Konjugations- oder Kopulationsakt herauskonstruiert werden sollte. Wenn E. sich schließlich noch auf zwei Autoren, wie Joseph und Danysz stützt (Literaturangabe s. bei Entz), so gewinnt seine Darstellung dadurch keinen festeren Boden, da schon ein so erfahrener Beobachter wie Bütschli die Untersuchungen des Erstgenannten als fragwürdig abgewiesen hat.

Wenn E. weiter sagt: „Von allen Referenten wird die Tatsache anerkannt, daß Z. Ceratium hirundinella in Konjugation antraf, nicht aber seine phylogenetischen Folgerungen“, so müssen wir bezüglich der Anerkennung der „Tatsache“ ein „leider“ hinzufügen. Es war eben keine Konjugation.

Es ist überhaupt psychologisch nicht uninteressant zu verfolgen, wie gerade im Anfang dieser beiden Arbeiten die Autoren das Problem zuerst zaghaft angreifen, während gegen den Schluß hin die hypothetischen Annahmen sich mehr und mehr zu „Tatsachen“ verdichten, so daß man dann von „geschlechtlicher Fortpflanzung“, „vom Verlauf der Konjugation“, „Kopulation“, „Zygosporen“, „Wanderkernen“, „Entstehung von Cysten“ durch diese Konjugation und ähnliches lesen kann. Wir bedauern, daß diese aus durchaus nicht einwandfreien Untersuchungen übereilig gezogenen Schlußfolgerungen in die Literatur hinausgewandert sind. Alle diese sogenannten „Konjugationszustände“ sind leicht in der Kultur und in der Natur nachzuweisen. Man muß sie aber nehmen als das, was sie wirklich sind (zufällige Verklebungen durch Plasmaaustritt infolge Absterbens durch natürlichen Tod oder durch Fixierung im Konservierungsmittel).

B. Versuche über den Einfluß verschiedenartigen Lichtes auf Entwicklung und Formbildung von Ceratium hirundinella.

Es wurden folgende Versuche ausgeführt:

1. Kulturen bei diffusem Tageslicht und 18° C.
2. „ in gelbem Licht, 21° C[1])
3. „ in rotem Licht, 18° C[1])
4. „ in blauem Licht, 18° C[1])
5. „ in grünem Licht, 21° C[1])
6. „ bei völligem Lichtabschluß und 18° C.

1. Beobachtungen an den Kulturen bei Tageslicht und 18° C.

Eine große Anzahl der von uns angelegten Kulturen, von denen wir Aufschluß über die Reaktion auf verschiedene Temperaturen und Salzlösungen erlangten, fand unter der Einwirkung des zerstreuten Tageslichtes statt. Zum Zwecke des Vergleiches wurde gleichzeitig mit den anderen Lichtversuchen nochmals eine Brunnenwasser-Tageslichtkultur (Cysten von 1919) bei 18° C angesetzt, die folgendes ergab:

Die ersten Gymnoceratien schlüpfen genau 2 mal 24 Std. nach Beginn der Kultur aus. 7—9 Std. später, also nach insgesamt etwa 56 Std. trifft man schon die ersten ausgewachsenen Ceratien im Wasser an. Am 5. Tage sind sämtliche Cysten im Schlamm leer, und weder im Schlamm, noch im Zentrifugat finden sich Gymnoceratien.

Die am 5. Tage an 100 Individuen vorgenommene Messung ergab folgende Größenverhältnisse:

Länge: μ	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232	240	248	256
Indiv.-Zahl:	3	3	**9**	**22**	**10**	**18**	**15**	6	3	2	3	3	3

Die Mehrzahl der Individuen, etwa $^3/_4$, zeigt eine Länge von der Amplitude 176—208 μ. Die längsten (256 μ) und zugleich auch die breitesten (56 μ) sind vorwiegend 4-hörnige Formen vom gracile-Typus,

1) Die farbigen Gläser, die wir für die Versuche benutzten bzw. durch farbige Lacke herstellten, waren nicht rein monochromatisch. Immer passierten außer der Hauptfarbe auch noch geringe Mengen benachbarter Spektralbezirke das „Farbenfilter“. Die rote Flasche z. B. ließ einen geringen Betrag gelber und blauer, die blaue etwas grüne und rote Strahlen durch. Eine genauere spektrometrische Darstellung der von uns verwendeten Farben verdanken wir der Freundlichkeit von Herrn Dr. Franz Tank (Priv.-Doz. am physik. Inst. d. Univ. Zürich). Wir müssen aber auf eine Wiedergabe seiner graphischen Darstellung verzichten.

also sehr schlanke Gestalten. Weniger häufig ist die Austriacumform, selten die „Piburgense“-Form.

100 Individuen, die besonders auf ihre Hörnerausbildung hin betrachtet wurden, ergaben: 82 Stück 3-hörnig, alle 3 Hörner gut ausgebildet; 13 Stück 4-hörnig, mit kurzem 4. Horn; 4 Stück 4-hörnig, mit längerem 4. Horn; 1 Anomalie, gegabeltes Hinterhorn.

Somit sind 99% gut ausgebildete Formen und nur 1% Abnormitäten vorhanden. Das setzt aber offenbar optimale Lebensbedingungen voraus, sowohl was Licht, als was Temperatur anbelangt.

2. Beobachtungen an der Kultur in gelbem Licht bei 21° C.

Eine Weithalsflasche von etwa 70 ccm. Inhalt wurde mit einem Saffrantinktur enthaltenden Lacke überzogen, so daß nachher die Farbe des Glases rein gelb war. Dieses Gefäß, das mit einem gelben Wachspapier zugedeckt war, wurde mit Material aus dem Jahre 1919 beschickt.

Die Entwicklung ist gegenüber dem Kontrollversuch (bei 21°, p. 138) etwas verzögert, indem am 3. Tage Praeceratien noch ziemlich zahlreich vorhanden waren (während im Normalversuch am 3. Tage fertig ausgebildete Ceratien viel zahlreicher und Praeceratien nur vereinzelt waren).

Die Messung an 100 Individuen ergab nach 3 mal 24 Stunden:

Länge: μ	160	168	176	184	192	200	208	216	224
Indiv.-Zahl:	2	7	12	24	25	19	6	3	2

Das Größenintervall liegt zwischen 160 und 224 μ, und das Hauptkontingent (80%) ist von der Amplitude 176—200 μ. 3-hörnig waren 27%; 4-hörnig mit schwach ausgebildetem 4. Horn 55%; 4-hörnig mit gut ausgebildetem 4. Horn 18%; Anomalien fielen uns nicht auf.

Zur f. gracile gehörten 44%; zur f. austriac. 53%; zur f. prope piburgense 3%.

Die Ceratien zeigen in der Chromatophorenfärbung gegenüber den Tageslichtkulturen keine Abweichung.

So ergibt also dieser Versuch, daß die gelben Lichtstrahlen nur einen sehr geringen Einfluß auf die ganze Ceratienkultur ausüben einen Einfluß, der nur in einer leicht verzögerten Entwicklung früher Stadien, jedoch nicht in einer Größenreduktion ausgewachsener Ceratien zum Ausdruck kommt.

3. Beobachtungen an der Kultur im Rotlicht bei 18° C.

Die Kultur wurde mit Brunnenwasser in einer Weithalsflasche von rotem Glas, zugedeckt mit rotem Wachspapier, angesetzt und bei 18° gehalten. Sie kann also mit der Tageslichtkultur gut verglichen werden.

Das Ausschlüpfen beginnt nach 2mal 24 Std., also genau wie in der entsprechenden Tageslichtkultur. Am 5. Tage jedoch sind immer noch einzelne Gymnoceratien im Zentrifugat festzustellen. Die Entwicklung scheint also normal eingeleitet zu werden, gegenüber der Tageslichtkultur aber in toto schwach verzögert zu sein.

Die Messungen lassen eine deutliche Größenreduktion erkennen. Die am 5. Tage an 100 Individuen vorgenommene Messung ergab folgende Größenverhältnisse:

Länge: μ	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224
Indiv.-Zahl:	2	6	9	9	9	5	**12**	**15**	9	6	9	3	6

Wir stellen also eine Verkürzung der Formen fest. Die kürzesten Individuen beginnen schon mit einer Länge von 128 μ. Etwa ein Viertel der Formen fällt in das Größenintervall 128—152 μ, das in der Tageslichtkultur noch gar nicht vertreten ist. Die Hauptgipfel fallen auf 176—184 μ (statt auf 184—208 μ im Tageslicht).

100 Individuen, die auf ihre Formausbildung hin geprüft wurden, ergaben folgendes: 85 Individuen sind normale 3-hörnige Ceratien; 13 zeigen verkürzte Hörner; 2 hatten ein gegabeltes rechtes Hinterhorn.

Während in der Tageslichtkultur 14% 4-hörnige Individuen auftraten, ist in der Rotlichtkultur das 4. Horn nicht ausgebildet.

Die Rotlichtkultur zeigt also deutliche Abweichungen in der Entwicklung und der Ausbildung der Ceratien im Vergleich zur Tageslichtkultur, wobei besonders eine Verzögerung in der Keimung, sowie eine leichte Größenreduktion nebst Unterdrückung des 4. Horns festzustellen ist. Die Zahl der Formanomalien ist weit größer (15%) als in der Tageslichtkultur (1%). Hochgradige Krüppel- und Kümmerformen, wie wir solche noch in der Blaulichtkultur kennen lernen werden, sind hier nicht vorhanden.

4. Beobachtungen an der Kultur im Blaulicht bei 18° C.

Die Kulturen wurden mit cystenhaltigem Schlamm in je 50 ccm Brunnenwasser in einer blauen Flasche angesetzt und bei 18° gehalten.

Die Keimung trat mit auffallender Verzögerung ein: die
sten Ceratien schlüpften erst nach 3mal 24 Std. (statt nach etwa
—48 Std.) aus. Am 4. Tage war die Mehrzahl der Ceratien noch im
ymnodiniumstadium anzutreffen. Am 5. Tage waren die meisten
ymnoceratien zu fertigen Ceratien herangewachsen; einzelne Gymno-
id Praeceratien waren aber immer noch vorhanden.

Die Messung der ausgewachsenen Formen (100 Individuen) ergab
n 5. Tage folgende Größenverhältnisse:

Länge: μ	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192
Indiv.-Zahl:	3	4	12	12	18	24	9	12	3	3

Am 8. Tage war das Ergebnis der Messung an 100 Individuen
lgendes:

Länge: μ	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200
Indiv.-Zahl:	4	14	20	22	12	14	8	3	1	1	1

Wir sehen also, daß die zwischen dem 5. und 8. Tage noch zur
ntwicklung gekommenen Individuen eine deutliche Tendenz zur Ver-
irzung zeigen; denn während die Mehrzahl der Individuen am 5. Tage
7 Stück) in die Längenamplitude von 136—176 μ, mit Hauptgipfeln
ei 152 und 160 fiel, wiesen die meisten Individuen am 8. Tage
0 Stück) eine Amplitude von 128—168 μ auf, mit Hauptgipfeln bei
36 und 144 μ. Trotz optimaler Temperatur geht hier die extreme
änge nicht über 200 μ hinaus.

Hier kommt also wiederum ein gewisser hemmender Einfluß
es Blaulichtes auf die Entwicklung der Einzelindividuen
ım Ausdruck.

Die korrelative Verkürzung aller Hörner, wie wir sie an dieser
ultur in etwa einem Fünftel der Fälle sehen, führt natürlich nicht zu
ormanomalien. Teilungen wurden nicht beobachtet.

Neben gut ausgebildeten, fast ausschließlich 3-hörnigen Individuen
eten nun aber in der Blauglaskultur wieder eine größere Anzahl
ormabweichungen auf, die sich besonders dadurch auszeichnen,
aß alle Hörner übermäßig verkürzt sind, so daß die Korrelation
egenüber dem Hauptzellkörper schon auf den ersten Blick als gestört
rscheint, oder daß nur die Hinterhörner abnorme Verkürzungen zeigen,
ährend das Vorderhorn noch eine von der „Norm“ kaum abweichende
änge besitzt. In letzterem Falle kann z. B. das Antapikalhorn eine

starke Reduktion aufweisen und gleichzeitig das rechte Hinterho völlig unterdrückt sein (2-hörnige Formen), oder es können sogar bei Hinterhörner fehlen (1-hörnige Formen).

100 Individuen, die besonders auf diese Verhältnisse untersuc wurden, ergaben am 8. Tage: 21 Ceratien mit Hörnern von mittler Länge (Normalform, 3-hörnig); 63 Ceratien mit stark verkürzt Hörnern; 15 Ceratien ohne Ausbildung der Hinterhörner; 1 Ceratiu mit gegabeltem rechten Hinterhorn.

Lassen wir die 21% als normale Formen gelten, s ergeben sich aber doch 79% im Wachstum und in de normalen Ausbildung gehemmte Formen. Dies nac 8 Tagen.

Das weitere Schicksal der Blaulichtkultur gestaltet si nun folgendermaßen: Nach 14 Tagen (seit Beginn der Kultur) wurd das Wasser über dem Schlamm abgegossen, sor fältig zentrifugiert und hernach der Bodenschlam mikroskopisch untersucht. Im Zentrifugat fande sich keine Ceratien mehr. Die freischwimmende Formen sind sämtlich zugrunde gegangen; ihre Panz finden sich noch im Schlamm. Außerdem stellte wir aber im Bodenschlamm sehr überraschend

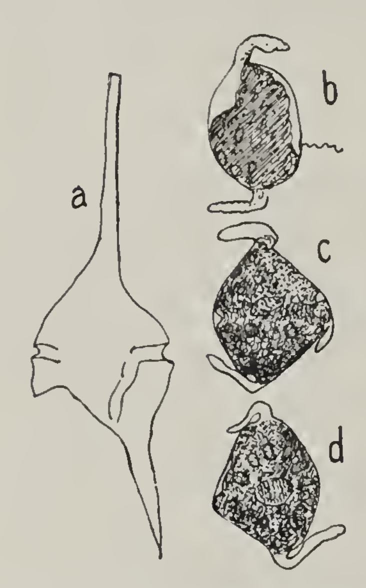


Fig. 12. Ceratium hirundinella aus der Blaulichtkultur.

a Häufige Form. Rechtes Hinterhorn atrophiert.

b, c, d Kümmerformen (Hungerformen). Querfurche se undeutlich, weshalb Quergeißel abstehend.

Alle Hörner sind stark atrophiert und abgeknickt. Färbu des Zellinhaltes bräunlich. Bei Indiv. b ist der Inhalt mass zusammengezogen (partielle Plasmolyse).

lebende Krüppelformen fest, die offenbar das Resultat der 14-tägige Einwirkung des Blaulichtes auf die Cysten und die ersten Entwicklung stadien von Ceratium sind (Fig. 12b, c, d). Es handelt sich hier u Formextreme, die deutlich den Stempel der Verkümmerung an sich trage Ihr Körper ist entweder rundlich oder zeigt noch auffallend die mel eckigen Formen der Cyste oder des Gymnoceratiums. Die Hörn sitzen diesem Leibe als verkürzte und verkrümmte Stummel auf; d dazu noch oft in entgegengesetztem Sinne abgebogen sind. Längs- u Querfurche sind manchmal gar nicht zu sehen. Eine Längsgeiß konnte nicht beobachtet werden (ist aber vielleicht doch nur überseh worden); eine abstehende Quergeißel war dann und wann feststellba Der Kern ist zentral gelagert, von Chromatophoren umgeben. D

ırbung der Zelle ist dunkelbraun, der Panzer dünn, ohne erkennbare attenzeichnung.

Natürlich eignen sich solche Formen zum Schwimmen im freien asser nicht mehr; denn außer der Körpergestalt ist auch der Be- ɘgungsapparat unzweifelhaft mißgebildet.

Wir halten diese Formen für Ceratien, die schon im Gymno- niumstadium gewissen Schädigungen anheimgefallen und im Prae- ratiumstadium dann noch völlig verkrüppelt sind. Sie sind die letzten berreste der ursprünglichen Population. Auch sie gingen nach ɘnigen Tagen ein.

Außer diesen bisher beschriebenen Anomalien fanden wir eine nzahl Individuen, die im Anfange sich offenbar normal entwickelt tten, bei denen aber eine Art Skeletterweichung oder Skelettschwund ngetreten war. Die Hörner zeigten keine Festigkeit mehr, sondern ngen als schlaffe Organellen dem Zelleibe an. Wir kommen bei r Betrachtung der Dunkelkultur auf diese Erscheinung noch besonders ı sprechen (Fig. 14, p. 178).

Die Blaulichtkultur bei 18° zeigt also gegenüber der Tageslicht- ıltur folgende Abweichungen:

1. Verzögerung der Keimung um 1 bis mehrere Tage. 2. Ver- ngerung der Gymnodinium- und Praeceratiumphase (Dauer ca. 24 statt oß ca. 8 Std.). 3. Wachstumshemmungen in Form von Hornverkürzung mtlicher Hörner oder Unterdrückung eines oder beider Hinterhörner, obei sich das Antapikalhorn als das konstantere von beiden erwies. Bildung ausgesprochener Krüppelformen, deren Entwicklung schon s frühe Gymnodinium- bzw. Praeceratiumstadium verlegt werden muß. Skeletterweichung infolge sekundären Skelettschwundes. 6. Be- nträchtigung der Lebensdauer der Kultur (nach etwa 10—16 Tagen ɘht sie zugrunde, statt erst nach 3—4 Wochen).

Vergleichen wir noch die Blaulichtkultur mit der Dunkelkultur: eide Kulturen sind zweifellos unter sehr ungünstige Lebensbedingungen ɘstellt; Ceratium reagiert aber auf beide verschieden. Während die unkelkultur die Keimungsgeschwindigkeit und die Dauer der Gymno- nium- und Praeceratiumphase nicht oder kaum merklich beeinflußt, irkt Blaulicht stark verzögernd auf alle diese Entwicklungsphasen. ie auffallenden morphologischen Veränderungen in der Dunkelkultur ɘginnen erst mit 6—8—10 Tagen und spielen sich an den fertig aus- ɘbildeten Ceratien infolge regressiv destruierender Prozesse ab (Panzer- rweichung); bei der Blaulichtkultur dagegen setzen die Formveränderungen

der meisten Ceratien schon mit dem Praeceratiumstadium ein: Ve kürzung der Hörner (21 % normale Formen) sowie exzessive Reduktio aller Hörner mit Unterdrückung eines oder beider Hinterhörner (78 % anormale Formen). Im Blaulicht treten Krüppelformen auf, wie wi solche auch in der Dunkelkultur beobachten konnten. Sowohl Dunkel als Blaulichtkultur verkürzen die Lebensdauer gegenüber der Tages lichtkultur bei 18°.

Das Blaulicht ist für Ceratium photosynthetisch offenbar äußers wenig wirksam. Das zeigen jene Individuen, die sich ähnlich wie i der Dunkelkultur zuerst normal entwickeln, hernach aber Skelettschwun erfahren und bald zugrunde gehen, ein Zeichen dafür, daß die Assi milation verunmöglicht ist; daß also kein Aufbau, sondern nur Abba erfolgt.

Das Blaulicht ist aber nicht bloß photosynthetisch sehr weni wirksam, es muß auch die Großzahl von Individuen direkt schädigen beeinflussen, wie aus der recht beträchtlichen Menge von Individue hervorgeht, die schon primär eine bedeutende Formstörung aufweisen die bis zur Unkenntlichkeit gehen kann. Solche Zerrbilder von Ceratiu haben wir in Fig. 12b—d wiedergegeben.

Der Blaulichtversuch hat also ergeben, daß der kurz wellige Teil des Spektrums eine die Entwicklung hem mende Wirkung auf C. hir. ausübt, eine Wirkung, die i leichteren Graden nur zu geringer Deformität führt, i ihren extremen Graden jedoch die Ausbildung ausge sprochener Krüppel- und Kümmerformen nach sich zieht

5. Kulturversuch im Grünlicht bei 21°.

Eine kleine Weithalsflasche, die mit einer Schicht von grünen Lack (der in alkoholischer Lösung Brillantgrün enthielt) überzogen worde war, wurde mit cystenhaltigem Material (1919) beschickt (Brunnenwasser und in 21° C gehalten. Trotzdem diese Temperatur für Ceratium da Optimum der Keimung ist, waren nach 6 Tagen noch keine Gymno ceratien nachweisbar. Der Inhalt mancher Cysten zeigte Körnchen bewegung und war auch bereits etwas differenziert (Anzeichen de baldigen Keimung). Erst mit 7 Tagen treten die ersten Gymno ceratien auf. Sie sind noch selten. Am 11. Tage ungefähr is die Hälfte der Cysten ausgekeimt, und ausgewachsene Ceratien schwimme herum. Nach 14 Tagen sind immer noch einzelne volle Cysten in Schlamme anzutreffen. Die Keimung ist also stark verzögert

Eine am 9. Tage an 100 Individuen vorgenommene Messung ergab folgende Größenverhältnisse:

Länge: μ	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216
Indiv.-Zahl:	4	6	4	6	**12**	**18**	**16**	**12**	6	6	4	2	4

Davon waren 2-hörnig 12%; 3-hörnig 54%; 4-hörnig (mit sehr schwach ausgebildetem 4. Horn) 26%; 4-hörnig (mit gut entwickeltem 4. Horn) 8%; Anomalien 22%, d. h. 12% mit stummelförmigem rechten Hinterhorn (also 2-hörnig), 10% mit Verkürzung beider Hinterhörner.

Eine am 11. Tag ausgeführte Messung ergab:

Länge: μ	104	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184
Indiv.-Zahl:	2	2	8	**12**	**12**	**12**	**20**	**14**	8	6	4

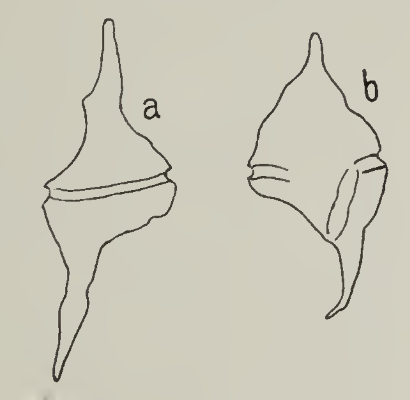
Davon waren: 16% normale Formen, 84% Anomalien, 38% mit stummelförmigem rechten Hinterhorn, 2% ohne die Hinterhörner (1-hörnige Formen), 44% mit starker Verkürzung des Vorderhorns und beider Hinterhörner.

Die am 14. Tage vorgenommene Messung ergab:

Länge: μ	88	96	104	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192
Indiv.-Zahl:	4	6	8	2	**12**	**12**	**14**	**16**	**10**	8	2	2	3	1

Davon waren nur noch 10% normale Formen. Die zuletzt ausgeschlüpften Ceratien sind relativ klein und sehen wenig entwickelten Praeceratien so ähnlich, als wären sie in diesem Stadium stehen geblieben.

Von den 90% Anomalien sind nunmehr: 6% ohne Hinterhörner (1-hörnig), 32% ohne rechtes Hinterhorn (2-hörnig) (Fig. 13); 52% Formen, bei denen alle (3—4) Hörner mehr oder weniger (meist nicht korrelativ) verkürzt sind.



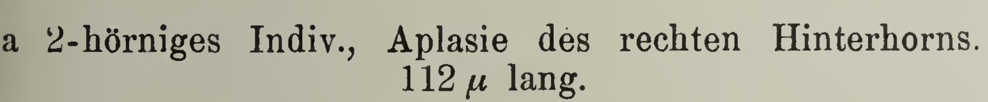

a 2-hörniges Indiv., Aplasie des rechten Hinterhorns. 112 μ lang.
b 2-hörniges Indiv., Plumper Vorderteil. 91 μ lang.

Fig. 13. Ceratium hirundinella aus der Grünlichtkultur.

Zellteilungen haben wir während der ganzen Versuchsdauer nicht beobachtet. Die Grünlichtkultur hat mit der Blaulichtkultur einige Züge gemeinsam; besonders sei darauf hingewiesen, daß die gleichen typischen Formanomalien hier wiederkehren: 1-, 2- und 3-hörnige Formen, In-

volutionsformen mit sehr kurzen und verkrümmten Hörnern, sehr geringe Tendenz zur Entwicklung des 4. Horns. Individuen mit Skelettschwund sahen wir nicht.

Aus diesem Versuch geht hervor, daß:

1. das Grünlicht die Keimung außerordentlich verzögert (viel stärker als das kürzerwellige Blaulicht). Eine nachträgliche Bestimmung hat denn auch ergeben, daß das verwendete Grün etwas blaues Licht durchließ. (Die Nuance des Grün war schwach blaugrün.)

2. Auffallend ist, daß mit jeder neuen Zählung der Anteil der normalen Formen ab-, und der der Anomalien zunimmt, bis zum Verhältnis 1:9.

3. Diejenigen Cysten, die am längsten zur Keimung gebrauchten, liefern Individuen, deren Körperbau am meisten von der Norm abweicht. Außerdem werden diese ausgewachsenen Ceratien sukzessive kleiner.

4. Man hat entschieden den Eindruck, daß die schädigende Wirkung des Grünlichtes diejenige des Blaulichtes noch übertrifft. (Summationswirkung?)

Wenn man die Kleinheit der Formen, das Unvermögen, morphologisch wichtige Zellteile auszubilden, den Mangel der Teilungsfähigkeit, die geringere Lebensfähigkeit in Betracht zieht, so ist es nicht unwahrscheinlich, daß besonders die Assimilation unter der einseitigen Lichtbeeinflussung stark in Mitleidenschaft gezogen wird. Aber die Assimilation dürfte nicht die einzig geschädigte Zellfunktion sein; mit ihr müssen noch eine Reihe (vielleicht fermentativer) Prozesse gestört sein. Ohne Zweifel herrscht da eine prinzipielle Übereinstimmung mit Verhältnissen, wie sie von Grünalgen und Diatomeen her bekannt sind. Auch sei erinnert an Beobachtungen von Kniep & Minder[1]) über den Einfluß verschiedenartigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation. Für eine chlorophyllführende Pflanze (Elodea) haben diese Autoren gezeigt, daß dem Rot- und Blaulicht bei gleicher Intensität ungefähr gleiche Assimilationsgrößen entsprechen, daß jedoch im Grünlicht die Assimilation eine außerordentlich geringe ist, ja sogar sistiert. Möglicherweise liegt auch bei Ceratium ein ähnliches Verhalten vor. Allerdings kommt hier noch dazu, daß die kurzwelligen Strahlen nicht bloß assimilationshemmende, sondern direkt destruktive (eiweißschädigende) Wirkung haben.

---

1) Zschr. f. Bot. 1909.

6. Versuche bei völligem Lichtabschluß und 18° C.

Zu diesem Zwecke wurde eine Kultur mit Cysten aus dem Herbst 1919 in gewöhnlicher Weise in Brunnenwasser angelegt. Das die Kultur enthaltende Gefäß wurde in ein schwarzes Tuch eingewickelt, in eine dickwandige lichtdichte Pappschachtel hineingestellt und bei 18° C ruhig sich selbst überlassen.

Genau 2 Tage nach Beginn der Kultur schlüpften die ersten Ceratien aus den Cysten aus, durchliefen in 7—9 Std. das Gymnodinium- und Praeceratiumstadium, so daß man nach ca. 56 Std. (also am 3. Tage) die ersten ausgewachsenen Ceratien im Wasser antraf.

Eine Verzögerung in der Keimung und eine Wachstumshemmung der ersten Entwicklungsstadien ist also bei dieser Dunkelkultur nicht nachzuweisen.

Wir müssen somit feststellen, daß die Keimung von Ceratiencysten im Dunkeln vor sich gehen kann; daß der Lichtreiz hierzu nicht nötig ist. Der Hauptanstoß zur Keimung der Cysten, die aus der Tiefe (mit 4—5° konstanter Temperatur) heraufgeholt wurden, muß also vor allen Dingen, da der Lichtreiz ausgeschlossen ist, von der Temperaturerhöhung ausgehen; möglicherweise im Zusammenhang mit dem in größerer Menge zugeführten Sauerstoff.

Eine Messung der Ceratien am 5. Tag (nach Anlegen der Kultur) ergab gut ausgebildete Exemplare vom Längenintervall 160—264 μ (vorwiegend 3-hörnige Formen).

Das einzig auffallende ist nur die Art der Verteilung der Chromatophoren, während normalerweise dieselben auf den Hauptkörper verteilt sind und nicht oder nur wenig auf die Hörner übergehen, findet man hier, daß die Farbstoffträger auch weit in die Hörner hinaus, ja oft sogar bis an ihre Spitze verlagert sind. Diese zerstreute Anordnung der Chromatophoren ist ein erstes Zeichen des Einflusses des Lichtmangels während der frühesten Entwicklung von Ceratium. In dieser lockeren Verteilung der Chromatophoren, wie wir sie sonst noch nie gesehen, kommt offenbar das Bestreben zum Ausdruck, das „Licht" nach Möglichkeit auszunützen; wir können direkt sagen: sie suchen das Licht (Fig. 14a). — Aber noch eine zweite Eigenschaft zeigen die Chromatophoren: sie sind in der Regel viel dunkler gelbbraun gefärbt als diejenigen der Lichtkulturen bei 18° und zeigen einen Stich ins grünliche.

Außerordentlich auffallend ist nun das weitere Verhalten dieser Dunkelceratien. Am 7.—8. Tage nach Anlegen der Kultur sind normale Ceratienzellen immer seltener. Es fällt auf, daß die

Hörner (besonders das Apikalhorn) lang und schmal aussehen und nicht selten schon Abweichungen von ihrer normalen Richtung zeigen. Der Panzer erscheint durchsichtiger, hyaliner, als noch am 5. Tage. Die Areolierung ist ganz undeutlich. Man bekommt den Eindruck, als ob derselbe von seiner normalen Dicke und Festigkeit verliere, als ob eine Erweichung und ein Schwund des Skelettes eingetreten sei. Die Chromatophoren sind im Zellkörper zum Teil schollenförmig zusammengebacken, zum Teil noch als einzelne Körner zu sehen, an den Hörnern zeigen sie häufig, bis zu deren Spitze reichend, eine lockere Anordnung. Die Farbe der Chromoplasten, besonders wo sie schollenförmig zusammengesintert sind, ist grünlich-schwarzbraun. Der Zellinhalt ist von feinsten schwarzen Punkten (Gasbläschen?) durchsetzt. Alle diese Ceratien sehen denn auch auffallend dunkel gefärbt aus. Die Geißelbewegung ist träge (Fig. 14b, c, d).

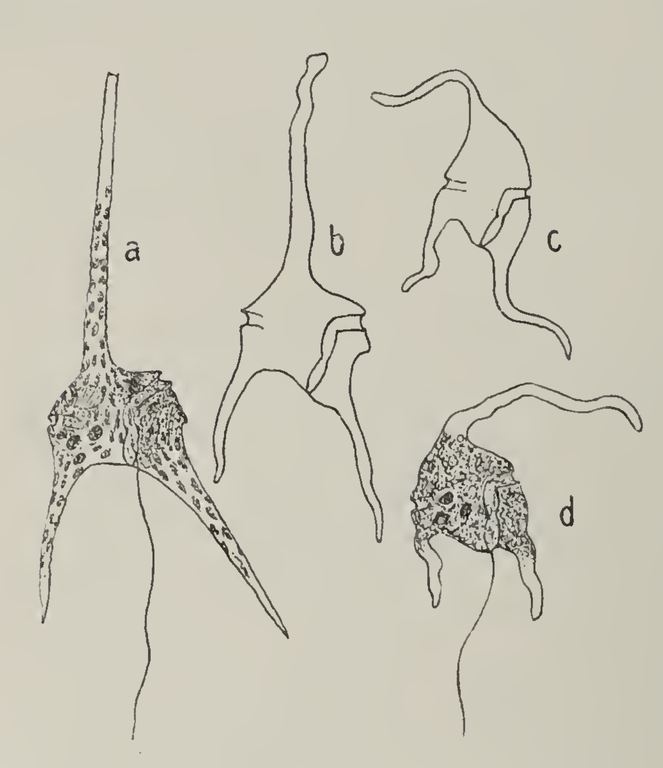


Fig. 14. Ceratium hirundinella aus der Dunkelkultur. 18° C.

a Ceratium mit langen, dünnen Hörnern. Die Chromatophoren sind locker angeordnet und reichen bis über die Mitte der Hörner hinaus. Individuum dunkelgefärbt. Geißelbewegung träge. 5. Tag.

b 6. Tag. Beginnende Erweichung (Malazie) des Exoskelettes, am distalen Ende der Hörner beginnend.

c, d Vollständige Erweichung des Exoskelettes. Die Hörner bilden nur noch schlaffe, vielfach verbogene Anhängsel am Zelleib. Geißelbewegung sehr träge. Nach 12—14 Tagen. Hungerformen.

Die Störungen in der Architektonik der Zelle und offenbar auch an ihrem Protoplasmakörper gehen aber weiter. Nach 14 Tagen ist das Exoskelett vollständig erweicht. Die Hörner zeigen nun wellenförmige Verbiegungen. Der Prozeß dieser Deformation scheint am distalen Teil der Hörner zuerst in die Erscheinung zu treten, während das proximale Hornende noch die Zeichen genügender Festigkeit aufweist. Die extremsten Formen von Ceratium mit dieser Skeletterweichung sind wirkliche Jammergestalten: die vielfach verbogenen Hörner hängen als haltlose schlaffe Gebilde an der Zelle. Aber auch der zentrale, grünlich-schwarzbraune Zelleib selbst ist manchmal unförmlich angeschwollen; die Chromatophoren sind schollenförmig zusammengebacken, zeigen viele feine Risse, Unebenheiten und schwarze Punkte. Die roten Körner (s. I. Teil, p. 364) sind deutlich vorhanden,

ınscheinend unverändert. Wegen der äußerst trägen Geißelbewegung ignen sich solche Gestalten auch nicht mehr besonders gut zum Schwimmen im freien Wasser. Man findet sie deshalb stets am Grunde les Gefäßes. Ihre Zahl nimmt im freien Wasser (Zentrifugierung!) mmer mehr ab.

Die Dunkelkultur in Brunnenwasser bei 18° C hat also folgende bemerkenswerte Ergebnisse gezeitigt:

1. Bei völligem Lichtabschluß keimen die Ceratiencysten bei 18° C n Brunnenwasser vollständig normal (d. h. wie bei den belichteten Cysten) aus, und die Keime entwickeln sich vorerst zu äußerlich normalen Ceratien.

2. Ungefähr vom 6. Tage an zeigen sich typische Degenerationserscheinungen an der Zelle, die in ihrer Gesamtheit als die Folgen einer Erweichung des Skelettes aufzufassen sind: die Hörner verbiegen sich und schrumpfen zusammen. Die Chromatophoren zeigen ebenfalls bezüglich der Verteilung und Färbung typische Veränderungen.

3. Die Geißelbewegung ist träge, besonders gegen den Schluß.

Zwei Erscheinungen sind also für diesen Versuch besonders charakteristisch: *das normale Auskeimen*, sowie *die Entwicklung zu äußerlich normal aussehenden Ceratien* und *die sekundäre Skeletterweichung mit Substanzschwund*.

Die ersten formativen Reize sind vom Licht offenbar ganz unabhängig. Die frühesten Umsetzungen der Reservenahrung und -baustoffe in neue Zellbestandteile sind ja sehr wahrscheinlich fermentative Vorgänge und bedürfen als solche des Lichtes nicht. Anders aber, wenn die Reservestoffe schwinden oder aufgezehrt sind, wenn die Zelle neue Stoffe auf dem Wege der Assimilation bauen sollte. Das die Synthese ermöglichende Licht fehlt aber dazu. Nun versucht offenbar die Zelle in ihrer Notlage die dem Exoskelett zugeführten Bausteine (als dort am meisten entbehrlich) ihm wieder zu entziehen und wichtigeren Aufgaben (Atmung, Wiederaufbau) nutzbar zu machen. Wir wissen, daß das Exoskelett von Ceratium (wie übrigens aller Peridineen) zum Teile aus Zellulose besteht. Dieses Kohlehydrat aber benötigt die Zelle jetzt offenbar dringend. Das Faktum ist also interessant und *für Ceratium neu, daß die Zelle die in die Membran eingefügte Zellulose nun nachträglich wieder aus derselben zurückzieht.* Denn das Erweichen der Körperhüllen ist doch gewiß nur auf den Verlust der die Festigkeit des Exoskelettes bedingenden Zellulose zurückzuführen[1]).

1) Eine solche sekundäre Erweichung, eine *Malazie*, ist als pathologische Erscheinung (allerdings aus abweichenden Gründen verursacht) auch bei anderen Stütz-

Der der Photosynthese beraubte Organismus sieht sich also nach Aufzehrung der Reserven veranlaßt, die kostbaren Stoffe, über die er noch verfügt, die er aber in gesetzmäßiger Weise schon für andere Zwecke verwendet hatte, diesem Zweck wieder zu entziehen. Da in diesem Lebenshaushalt nur Ausgaben (Dissimilation), jedoch keine Einnahmen (Assimilation) vorhanden sind, wird die Stoffwechselbilanz in ihren Fundamenten erschüttert. Daß ein Wesen, wie Ceratium, das schon auf geringe Varianten in den äußeren Lebensbedingungen durch Gestaltsveränderung deutlich reagiert, gegenüber derartig ungewöhnlichen Milieuverhältnissen, wie absolute Dunkelheit, in der denkbar schärfsten Weise antworten würde, war fast zu erwarten.

Die Kümmerformen, und besonders die ganz extremen unter ihnen, sind ausgesprochene Hungerformen. Wir müssen solche überall da erwarten, wo das Stoffwechselgleichgewicht in dem Sinne gestört ist, daß der Stoffaufbau gehindert, der Abbau aber im Vordergrunde steht (also auch im Blau- und Grünlicht). Infolge der ungedeckten Dissimilation jedoch werden zuerst alle verfügbaren nichtprotoplasmatischen Zellbestandteile, nachher wird sogar noch das lebende Plasma selbst zum Teil abgebaut. Wir verstehen dann auch recht gut, weshalb die Formen zum Teil immer kleiner werden. Es wäre von großem Interesse gewesen, solche Zellen zytologisch weiter zu untersuchen. Gewiß hätten sich da wichtige Veränderungen ergeben, bezüglich der Kerngröße, des Chromatingehaltes derselben usw., vielleicht ähnlich denen, wie O. Hartmann (Graz) sie an gewissen Grünalgen, Diatomeen und Cyanophyceen (allerdings in hohen Temperaturen), wo ebenfalls die dissimilatorische Phase im Vordergrunde steht, beobachtet hat (s. p. 160).

Die Störung im ganzen Vorgange der Photosynthese liegt darin, daß bei vorhandenem Betriebsmaterial (CO_2) die Energiequelle, das Licht, versagt. Bei Rot-, Grün- und Blaulicht ist es besonders die Qualität der Strahlen, die den Ablauf der Synthese mehr oder weniger hemmt, bei Lichtabschluß ist es die Quantität (in diesem Falle $= 0$), die den Assimilationsprozeß verhindert.

So hat sich denn nebenbei für die Frage, weshalb in einer Tiefe von 100—135 m die Cysten nicht zu keimen vermögen, aus unserem

---

und Festigkeitseinrichtungen beobachtet (z. B. in ganz großem Maßstabe als Osteomalazie, Knochenerweichung beim Menschen usw.)

Wie die Auflösung der doch sehr resistenten Zellulose (falls es sich wirklich um solche handelt) zustande kommt, wissen wir nicht (fermentativ?). Näher liegt allerdings die Annahme, daß es sich um Hemizellulose handle.

Versuche vorderhand die Antwort ergeben, daß es nicht der Lichtmangel sein kann, der die Cysten am Keimen verhindert.

Eine **Übersicht über alle diese Lichtversuche** ergibt also:

1. daß C. hir. im diffusen Tageslicht bei 18° C optimale Lebensbedingungen findet, indem 98% normalgestaltete und nur 2% abnorm geformte Individuen zu beobachten sind;

2. daß gelbes Licht die Keimung und auch die initialen Entwicklungsphasen leicht verzögert. In formativer Hinsicht haben sich keine Störungen nachweisen lassen. Die größte Länge (224 μ) scheint gegenüber derjenigen im diffusen Tageslicht allerdings etwas vermindert, was jedoch auch mit der erhöhten Temperatur (21°) im Zusammenhang stehen dürfte;

3. daß rotes Licht die Keimung nur für einen kleinen Teil der Organismen zur normalen Zeit eintreten läßt, für die Mehrzahl aber deutlich verzögernd wirkt; daß eine beträchtliche Verzögerung auch auf die initialen Entwicklungsstadien ausgeübt wird; daß ferner eine deutliche Größenreduktion der Individuen (mit Unterdrückung des 4. Horns) veranlaßt wird. Die Zahl der normalen Formen beträgt nur noch 85%.

4. Das blaue Licht bewirkt eine auffallende Verzögerung der Keimung (vom 4. Tage an), sowie des Gymnodinium- und Praeceratiumstadiums, eine erhebliche Verkürzung bei den einen Individuen und weitgehende Wachstumsstörungen bei den anderen, indem nur noch 21% normale Individuen auftreten. Außerdem entstehen ausgesprochene Kümmerformen.

5. Im Grünlichte ist die Verzögerung der Keimung ganz erheblich (erst vom 7. Tage an), ebenso der ersten Entwicklungsphasen. Außerdem tritt eine sehr beträchtliche Größenreduktion ein, die immer ausgesprochener wird, je länger die Cysten und die Jugendstadien dem Grünlichte ausgesetzt sind. Die Deformation geht ebenfalls parallel dem kürzeren oder längeren Aufenthalt im Grünlicht.

Am 9. Tage: 22% normale Formen und 78% Anomalien.
" 11. " 16% " " " 84% "
" 18. " 10% " " " 90% "

6. Bei völligem Lichtabschluß tritt die Keimung zu normaler Zeit ein; Gymnodinium- und Praeceratiumphase werden in normaler Zeit durchlaufen. Vom 6. Tage an aber zeigen alle Ceratien eine sekundäre Skeletterweichung (Panzerschwund) mit konsekutiver Deformierung der Zelle und ihrer Hörner.

7. Aus diesen Lichtversuchen geht also unzweideutig hervor, daß C. hir. ein optisch fein eingestellter Organismus ist, indem jede andere Lichtqualität als das diffuse Tageslicht stets nachstehende Hauptwirkungen zur Folge hat:

a) Wachstumsverzögerung sowohl bei der Keimung als auch in den initialen Entwicklungsstadien.

b) Längenreduktion:

größte Länge bei	Tageslicht	(18°)	256 μ;	kleinste Formen	160 μ
„ „ „	Gelblicht	(21° !)	224 μ;	„ „	160 μ
„ „ „	Rotlicht	(18°)	224 μ;	„ „	128 μ
„ „ „	Blaulicht	(18°)	200 μ;	„ „	120 μ
„ „ „	Grünlicht	(21° !)	184—216 μ;	„ „	88—120 μ

c) Primäre Deformation:

bei diffusem Tageslicht	2%	(abnormale Formen)
„ Gelblicht	2%	„ „
„ Rotlicht	15%	„ „
„ Blaulicht	79%	„ „
„ Grünlicht	bis 90%	„ „

d) Sekundäre Deformation (Skelettschwund) bei völligem Lichtabschluß; ebenso zum Teil bei Blaulicht.

Einige Bemerkungen über die Lichtversuche.

Der Farbstoff der Peridineen ist leider immer noch nicht mit genügender Sicherheit bekannt. Schütt[1]) hat zwar aus dem Pyrophyll, dem Farbstoff der lebenden Chromatophoren der Peridineen, durch mehrfach fraktioniertes Extrahieren mit Wasser und Alkohol drei verschiedene Farbstoffe erhalten: 1. das braunrote Phycopyrrin, das er für einen echten Chlorophyllfarbstoff hält; 2. das Peridinin, von portweinroter Färbung, und 3. das Peridineen-Chlorophyllin, ein gelbgrüner Farbstoff.

Als assimilierende Farbstoffe kommen die chlorophyllartigen 1 und 3 in Frage. Ihre Identität mit dem Chlorophyll der höheren Pflanzen scheint noch nicht völlig erwiesen zu sein. Das Nebenpigment 2 spielt wohl keine aktive Rolle im Prozesse der Photosynthese. „Das einzige, den Verlauf der Photosynthese bestimmende Pigment ist auch bei den nicht grün gefärbten Pflanzen das überall vorhandene, allein bisweilen versteckte grüne Pigment, d. h. das Chlorophyll", sagt P. Magnus[2]).

Die braune Chromatophorenfärbung der von uns gezüchteten Ceratien war bei völlig normal entwickelten Individuen im allgemeinen

1) Die Peridineen d. Planktonexpedition. Erg. d. Plankt.-Exp. d. Humboldt-Stiftg. Kiel und Leipzig 1895.

2) Farbe und Assimilation. — Ber. d. d. bot. Ges. 1912, XXX.

etwas dunkler als diejenige der Seeceratien, die wir regelmäßig mit jenen verglichen. Die Seeceratien sind viel blasser gelb, oft mit einem sehr deutlichen Stich ins Grüne. Wir möchten diesen Unterschied hervorheben, ohne daß wir dafür eine genaue Erklärung geben könnten. Möglicherweise handelt es sich bei unseren Kulturobjekten um einen etwas reichlicheren Gehalt an Chromatophoren bzw. in ihnen enthaltenem Pigment zwecks tunlichster Ausnützung des spärlicheren Lichtes. Ob der genannte Farbenunterschied auf verschiedenen Lichtdifferenzen (im See und in der Kultur) beruht oder auf Unterschiede in der Ernährung zurückzuführen ist, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Sobald sich bei den Kulturen durch Entzug von Licht oder durch bestimmte, besonders kurzwellige Lichtarten Schädigungen der Individuen einstellten, verdunkelte sich auch stets der gelbe Farbstoff. Bei Hungerformen wurde er in der Regel stark schwarzgelb (ähnlich bei gewissen Temperaturen und chemischen Agentien).

Bei den Versuchen mit verschiedenen Lichtarten ergaben sich keine sicheren Anhaltspunkte für eine allfällige komplementäre chromatische Adaptation im Sinne Gaidukovs, (welche Erscheinung allerdings durch die Versuche von Magnus & Schindler[1]) eine andere Deutung erfahren hat). Höchstens sahen wir eine starke Dunkelbraunfärbung der Zellen bei Blaulichtkulturen (Schutzfärbung?).

Als Assimilate entstehen nach Schilling, Schütt u. a. bekanntlich Stärke und Fett.

Noch einige Bemerkungen über den Zusammenhang von Licht und Form. Es ist auffallend, wie im gelben Licht der Chemismus und damit auch die Formbildung kaum eine Veränderung zeigt — nur das Auskeimen und die Entwicklung der Anfangsstadien ist leicht verzögert —, während im roten Licht gerade diese letzteren Erscheinungen noch mehr akzentuiert sind, und daß eine beträchtliche Anzahl von Individuen deformiert ist. Im blauen Licht treten alle diese Schädigungen bzw. Hemmungen noch mehr in den Vordergrund, außerdem entstehen ausgesprochene Kümmer-(Hunger-)formen. Das Grünlicht hat bezeichnenderweise die am meisten schädigende Wirkung.

Da die Ceratien mit Hilfe von Chlorophyll assimilieren, gelten mit etwelcher Modifikation natürlich auch hier die bekannten Gesetzmäßigkeiten bei der Assimilation, wonach ein erstes Maximum der Assimilationswirkung durch rot-gelbe Strahlen, ein zweites Maximum durch

1) Über d. Einfluß d. Nährsalze auf d. Färbung d. Oscillat. — Ber. d. d. bot. Ges. 1912, XXX.

blaue Lichtstrahlen hervorgerufen wird, während das Minimum der Assimilationswirkung durch grünes Licht erzeugt wird. Der von der Keimung an bestehende Einfluß „monochromatischen“ Lichtes muß die Assimilation derart hemmen, daß der Chemismus und mit ihm die Formbildung auf pathologische Bahnen gerät. Pfeffer[1]) sagt: „Naturgemäß wird der Ausfall von Strahlen, durch die eine Funktion beeinflußt wird, sogleich oder nach einiger Zeit eine gewisse Störung zur Folge haben und, sofern zur Realisierung aller Funktionen verschiedenartige Strahlen notwendig sind, wird die Pflanze am besten bei einem bestimmten Mischungsverhältnis dieser Strahlen gedeihen.“ Auf jeden Fall gehen unter dem einseitigen Einfluß von blauen und ultravioletten Strahlen sowie von Grünlicht die von uns kultivierten Algen früher oder später aus Nahrungsmangel zugrunde. Absichtlich hatten wir den Kulturen keine Ersatznahrung zugefügt. Grün- und Blaulicht wirken in mancher Hinsicht wie Verdunkelung. Was nun noch das Verhalten bei völligem Lichtentzug betrifft, so ist zu sagen, daß die Ceratien ihre Entwicklung bis zu einem bestimmten Punkte ohne Licht durchlaufen können (d. h. so lange die Reserven reichen), daß sie aber nach Aufzehrung derselben den Hungertod erleiden, allerdings nicht ohne noch einen letzten Versuch gemacht zu haben, denselben durch Rückresorption von Zellwandbestandteilen (Zellulose) hinauszuschieben.

Die Rolle des bräunlichen Begleitpigmentes besteht möglicherweise darin, die schädigenden kurzwelligen Strahlen zu absorbieren, sie also vom Chlorophyllapparat und dem übrigen Eiweißkörper der Zelle tunlichst fernzuhalten. Bei all diesen Prozessen kommt vielleicht auch noch ein weiterer Punkt in Frage, worauf Kniep & Minder[2]) aufmerksam gemacht haben, nämlich „daß nicht nur durch die Chromatophoren, sondern auch durch die Membran die Qualität des Lichtes unter Umständen erheblich verändert werden kann“, indem stark kutinisierte Membranen die kurzwelligen Strahlen ganz bedeutend schwächen. Möglicherweise steht die Anwesenheit des bräunlichen Nebenpigmentes im Zusammenhang mit solchen Eigentümlichkeiten im Bau der Kutikula.

Bemerkenswert ist, daß ja noch eine andere Algenordnung, die der Diatomeen, ebenfalls eine ganz spezifische Kutikula besitzt und neben dem Chlorophyll ebenfalls ein braunes Pigment, das Diatomin, enthält, dessen optische Wirkung von demjenigen bei den Peridineen kaum wesentlich verschieden sein dürfte.

1) Pflanzenphysiologie II.

2) Über d. Einfl. verschied. farb. Lichtes auf d. Kohlensäureassimilat. Zscbr. f. Bot. 1909.

Eine Parallele zu unseren Lichtversuchen bieten in gewissem Sinne Kulturversuche von L. Reverdin[1]) an Plankton des Genfersees. Unter Blaulicht gehaltenes Plankton zeigte in $^1/_{10}$ Detmerscher Lösung (mit Eisen) hier und da brüske Zellverkürzungen, auch Formanomalien von Frusteln bei Fragilaria crotonensis Kitt., dann das Auflösen der Sterne von Asterionella und ihre Anordnung in Bändern. Für die Planktondiatomeen erwies sich das Blaulicht sehr viel günstiger als für die Peridineen. Reverdin stellte zahlreichere Zellteilungen bei Fragilaria crotonensis, Bildung längerer Bänder fest. Ganz auffallend ist aber wieder das Verhalten der gelben Chromatophoren von Fragilaria unter der Einwirkung verschiedenen Lichtes. Im gelben Licht verlängern sich die Chromatophoren und werden an der Innenseite gezackt. Im Blaulicht jedoch vergrößern sich die Chromatophoren ganz enorm, und zwar derart, daß sie fast die ganze Länge der Zelle einnehmen, ja sogar oft vom einen bis zum anderen Zellende reichen, wodurch die Zellen recht dunkel erscheinen (auch bei unseren Blaulichtversuchen sahen wir ein Dunkelbraunwerden der Zellen). Die ölartigen Reserven verschwinden dabei vollständig, das heißt wohl, daß die Alge zum Verbrauch ihrer Reservestoffe schreiten muß.

Kehren wir nach diesem Exkurse zurück zur Betrachtung des Einflusses des Lichtes nach seinem formativen Erfolg. Wir haben bereits hervorgehoben, daß normale Formen von Ceratium nur im diffusen Tageslicht bei optimalen Temperaturen entstehen. Abweichungen hiervon ergeben unfehlbar eine mehr oder weniger große Anzahl von Deformitäten, die je nach der Lichtart weniger qualitativ, als besonders quantitativ variieren.

Im Rotlicht beobachteten wir folgende Deformitäten:

Fast völlige Unterdrückung des 4. Horns,
Verkürzung der Hörner (13 %),
Gabelung des rechten Hinterhorns (2 %).

Im Blaulicht:

Fast völlige Unterdrückung des 4. Horns,
Starke Verkürzung aller Hörner (63 %),
Stummelförmige Ausbildung oder Aplasie des rechten Hinterhorns.
Aplasie der Hinterhörner, bis 15 %,
Gabelung des rechten Hinterhorns 1 %,
Hochgradige Krüppel- und Kümmerformen (Hungerformen).

1) Etude phytoplanctonique expérimentale et descriptive des eaux du lac de Genève. Thèse. (Extr. des Arch. des Sc. phys. et nat. 1919 Vol. I).

Im Grünlicht:

Fast gänzliche Unterdrückung des 4. Horns,
Starke Verkürzung aller Hörner, 44—52 %,
Stummelförmiges rechtes Hinterhorn, bis 38 %,
Aplasie des rechten Hinterhorns (2-hörnig) bis 32 %,
Aplasie der Hinterhörner (1-hörnig) 2—6 %.

Wir sehen also, daß bei geringen Lichtschädigungen Verkürzung der Hörner eintritt; bei hochgradiger Schädigung kann dieser Reduktionsprozeß sogar bis zur Aplasie einzelner Hörner gehen, so daß wir auch hier wieder 2- und 1-hörnige Formen antreffen, und zwar tritt auch hier wieder der Reduktionsvorgang in bestimmter Reihenfolge auf: Unterdrückung des 4. (linken) Hinterhorns, dann des rechten Hinterhorns, hierauf des rechten Hinterhorns und des Antapikalhorns. Bei 1-hörnigen Formen persistiert schließlich das Apikalhorn.

Aber schon die Keimung wird durch verschiedenes Licht beeinflußt. Verglichen mit der Keimungsdauer bei diffusem Tageslicht sehen wir eine immer größere Verlangsamung derselben, die schrittweise, bei Gelblicht beginnend, im Rot-, Blau- und Grünlicht zunimmt. Merkwürdigerweise reagiert die durch spezifische Lichtarten bzw. Lichtmischungen schon beeinflußte Cyste durch Verzögerung der Keimung. Diejenigen Strahlenarten, die bei späteren Entwicklungsstadien die meisten und stärksten Deformitäten erzeugen, verursachen auch schon die beträchtlichste Keimungsverzögerung. Nur diffuses Tageslicht und Dunkelheit zeigen bei gleichbleibender Temperatur in demselben Nährmedium keine Abweichungen in der Keimungsgeschwindigkeit. Der Grund, weshalb schon die Cyste in ihrer Keimungsfähigkeit durch spezifische Lichtarten beeinflußt wird, liegt vielleicht zum Teil in der Anwesenheit und Kompliziertheit des eingangs beschriebenen Pigmentapparates.

So ergibt sich also alles in allem, daß auch das Licht für C. hir. ein sehr wichtiger formbestimmender Lebensfaktor ist. Die Domäne, auf der sich die durch das Licht induzierten Prozesse abspielen, sind natürlich die Eiweißsubstanzen der Zelle. Nach den Untersuchungen verschiedener neuerer Forscher (Schanz u. v. a.) sind die Eiweißstoffe photosensibel, und zwar sind sie besonders sensibel für kurzwelliges Licht; ja sie können unter Lichtwirkung sogar koagulieren. Ferner ist sowohl für Hühnereiweiß, als auch für das Eiweiß der tierischen Linse gezeigt worden, daß Licht leichtlösliche Eiweißstoffe in schwerer lösliche zu

verwandeln und schließlich zu koagulieren vermag[1]). Ähnliches ist für die menschliche Linse nachgewiesen. Solche Vorgänge müssen wir uns vergegenwärtigen, wenn wir von der Beeinflussung der Ceratien durch das Licht sprechen. Es ist ohne weiteres verständlich, daß ein durch bestimmtes Licht ungünstig beeinflußter, nicht mehr intakter Protoplasmaleib keine vollwertigen formativen Leistungen mehr zu vollbringen imstande sein wird.

C. Versuche über den Einfluß verschiedener chemischer Agentien auf Entwicklung und Formbildung von Ceratium hirundinella.

Auf der Suche nach einem günstigen Kulturmedium haben wir uns auf den Standpunkt gestellt, die Kulturbedingungen gewissen chemischen Eigenschaften des natürlichen Wohnortes möglichst anzunähern. Anfangs hatten wir versuchsweise zur Keimung von Ceratiumcysten Seewasser benützt, haben aber bald gesehen, daß auch gewöhnliches Brunnenwasser genügt, um von Ceratien schöne Kulturen zu erhalten. Eine zu große Menge der Kulturflüssigkeit empfahl sich aus dem Grunde nicht, weil dadurch die Untersuchung der im „freien Wasser" schwimmenden Formen, die mit Hilfe der Zentrifuge durchgeführt wurde, bedeutend erschwert worden wäre. Als handlichste und übersichtlichste Flüssigkeitsmenge haben wir 50 ccm gefunden. Halbfeste oder feste Nährböden, die absolute Reinkulturen voraussetzen, haben wir deshalb nicht benutzt, weil wir uns sagten, daß auf festem oder halbfestem Substrat gezogene Planktonorganismen von vornherein (falls die Kultur glücken würde) Krüppelorganismen liefern müßten, für die wir uns vorerst weniger interessierten. Immerhin wäre es ja nicht ohne Wert, zu untersuchen, wie Ceratium sich auf halbfesten oder festen Nährböden transformieren würde.

Wir haben uns bei unseren mehr orientierenden Versuchen auf folgende Flüssigkeiten beschränkt:

1. Kultur in destilliertem Wasser.
2. „ „ Tiefenseewasser.
3. „ „ Brunnenwasser mit Zusatz von Planktonabsud.
4. „ mit Zusatz von KNO_3.
5. „ in Knopscher Nährlösung.
6. „ „ Klebsscher „
7. „ mit Zusatz von Na_2CO_3.
8. „ „ „ „ NaCl.
9. „ in Traubenzuckerlösungen (Glukose).

1) Vgl. Chalupecky, Wien. med. Wochenschr. 1913, Nr. 31 u. 32.

1. Versuch mit destilliertem Wasser bei 16° C.

Das Brunnenwasser, das wir bis anhin für die meisten Versuche benutzt haben, ist wegen seines Kalkgehaltes auch schon als eine Salzlösung zu betrachten. Um in erster Linie einmal die Wirkung eines ganz salzfreien Mediums auf die Entwicklung von Ceratium kennen zu lernen, haben wir einen Versuch gemacht, bei dem die Cysten in Aqua destillata gebracht und bei 16° in diffusem Tageslicht gehalten wurden.

Die Keimung trat nach 2mal 24 Std. ohne Verzögerung ein. Am 4. Tage waren zahlreiche fertig ausgebildete Ceratien vorhanden, deren Länge sich im Intervall 152—232 μ bewegte. Die extrem langen Formen sind aber doch viel seltener als in den entsprechenden Brunnenwasserkulturen.

Eine Messung an 100 Individuen ergab am 4. Tage:

Länge: μ	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	4	3	5	**10**	**30**	**21**	**12**	**8**	4	2	1

Die Hauptmenge der Individuen weist die gleiche Größe auf wie diejenigen im Temperaturversuch bei 16—18° C (p. 137), und auch bezüglich des prozentualen Verhältnisses der Formen und der Hörnerzahl bestand ziemliche Übereinstimmung mit der Vergleichskultur.

Am 9. Tage sind zahlreiche Ceratien wahrzunehmen, die ähnliche Degenerationserscheinungen darbieten, wie wir sie im Dunkelpräparat feststellen konnten (vor allem Rückbildung der Hörner, Nachdunkeln der Chromatophoren und Verteilung bis in die Hornspitzen).

Der Aqua-destillata-Versuch ergibt also, daß das destillierte Wasser weder schädigend auf die Keimung, noch auf die weitere Ausbildung von Ceratium einwirkt. Besonders wird die Formgestaltung nicht beeinflußt: die Zahl der Anomalien ist nicht größer als im Brunnenwasserversuch bei gleicher Temperatur. Nach einiger Zeit machen sich aber doch Involutionsformen bemerkbar, die, da sie Ähnlichkeit mit Formen der Dunkelkultur aufweisen, als Hungerformen aufzufassen sind, was bei diesem nährstofflosen Medium nicht verwunderlich ist.

2. Kultur mit filtriertem Tiefenseewasser, bei 18° C.

Da im allgemeinen anzunehmen ist, daß die Algenkulturen in demjenigen Medium am besten gedeihen, in dem die Algen auch in

der Natur ihr gutes Fortkommen finden, haben wir auch Kulturen mit filtriertem Tiefenseewasser (aus der gleichen Röhre stammend wie das Schlammprofil) angelegt. Die Ceratien entwickeln sich gleichzeitig mit den Kontrollproben in Brunnenwasser bei 18° C. Auch ein Unterschied in Form und Größe ist gegenüber den Kontrollexemplaren nicht festzustellen. Das schwach alkalische Tiefenseewasser ist also als gutes Kulturmedium zu betrachten.

3. Kultur in Brunnenwasser mit Zusatz von Planktonabsud.

Die Messung an 100 Individuen ergab am 4. Tage:

Länge: μ	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232	240	248	256
Indiv.-Zahl:	2	6	**8**	**8**	**15**	**18**	**21**	6	5	4	4	1	1	1

Davon gehörten

52% zur f. gracile
37% „ f. austriacum
11% „ f. piburg. acc.

60% waren 3-hörnig
31% „ 4-hörn. m. schwach entw. 4. H.
9% „ 4- „ „ gut „ 4. „

1% der Individuen zeigte ein Säbelhorn (Antapikalhorn) und 2% ein stummelförmiges rechtes Hinterhorn.

Die Geschwindigkeit der Keimung und die weitere Entwicklung zeigt gegenüber dem Kontrollpräparate (Brunnenwasser, 16° C ohne Zusatz von Planktonabsud) keinen Unterschied. Vor allem ist trotz der erhöhten Zufuhr organischer Substanz keine bessere Entwicklung in den Körperdimensionen, Panzer usw. äußerlich sichtbar. Die Kultur wurde nicht weiter verfolgt.

4. Kulturversuche mit Kalisalpeterlösungen.

Der Versuch fand mit drei Konzentrationen statt: 0,1; 0,5; 1‰.

a) KNO_3 0,1‰, bei 16° C.

Die Keimung ist vom 2. Tage an zu beobachten. Die Messung von 100 Individuen am 4. Tage ergab folgende Verhältnisse:

Länge: μ	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224
Indiv.-Zahl:	4	4	**10**	**10**	**14**	**16**	**13**	**8**	**12**	4	2	1	2

Die Länge der Ceratien wird, verglichen mit dem Befund bei 16°, im Sinne einer leichten Reduktion beeinflußt.

Von obigen 100 Individuen sind: 25% normal, 75% sind Anomalien, und zwar zeigen 65% ein stummelförmiges rechtes Hinterhorn, 10% Verkürzung beider Hinterhörner.

Einzelne oder sämtliche Hörner der Ceratienzelle sind meist dünn, und besonders sind die Hinterhörner spitziger als normal. — Ausnahmsweise kann auch einmal bloß das Apikalhorn sehr dünn, spitzig und gebogen sein, während die Hinterhörner normale, z. T. sogar übermäßige Dicke zeigen (Fig. 15e).

Das Antapikalhorn ist von seiner gewöhnlichen Richtung oft erheblich abgebogen (35—40°), und zwar nach links, also entgegengesetzt



Fig. 15. Ceratium hirundinella aus Salpeterlösungen. (KNO_3).

a Aus 0,1 ‰ Lösung, häufige Form (f. gracile); mit langem Antapikalhorn und ziemlich starker Spreizung, ähnliche Formen auch aus 0,5 ‰ Lösung.

b Aus 0,1 ‰ und 0,5 ‰. Infolge einer, die Längsfurche einnehmenden Bauchhernie ist die Längsgeißel aus ihrer normalen Richtung abgedrängt (sollte zwischen den Hinterhörnern schwingen). Starke Spreizung. Dunkle Färbung.

c 3-hörn. Form aus 0,5 ‰. Apikalhorn verkürzt, Antapikalhorn sehr stark verlängert; daneben erscheint das rechte Hinterhorn kurz. — Eine häufige „Salpeterform". Protoplasmablasen an den Polhörnern.

d Ähnliche Form wie die vorige, nur sind die Hinterhörner noch gegabelt.

e Aus 0,5 ‰. Vorderhorn sehr dünn, Antapikalhorn auffallend dick. Eine Bauchhernie ist von der Ventralseite her durchscheinend.

f Aus 0,5 und 1 ‰. KNO_3. Länge 212 μ. Sehr dünne, geschweifte Hörner, stark gespreizt. Häufige „Salpeterform". Färbung dunkelgelb.

dem rechten Hinterhorn, so daß fast alle Formen eine größere Spreizung der Hinterhörner zeigen. Diese Spreizung betrifft aber nicht die schon von Anfang an (und in etwas anderem Sinne) mehr gespreizten „Piburgense"-Formen, sondern die f. gracile und f. austriacum. Eine besonders auffallende Erscheinung ist das Auftreten einer Bauchhernie, eines panzerbedeckten Wulstes (mit protoplasmatischem Inhalt), der aus der Längsfurche heraustritt (Fig. 15b, e, f).

b) KNO_3 0,5 ‰, 16° C.

Bezüglich der Länge der Individuen und der Anomalieformen eigt dieser Versuch ganz ähnliche Verhältnisse wie der vorhergehende, ur ist der Prozentsatz der anormalen Individuen auf Kosten der ormalformen noch vergrößert. Die Hörner sind sämtlich noch dünner ls bei den Individuen des vorhergehenden Versuches.

Eine besondere Störung in der Korrelation der Zellteile tritt ns hier (wie bei 0,1 ‰) recht häufig entgegen: sehr langes Antpikalhorn, kurzes Apikalhorn und verkürztes rechtes linterhorn (Fig. 15c). Einige Exemplare zeigten neben dieser Korreıtionsstörung noch als weitere Anomalie eine Gabelung der Hinterörner (Fig. 15 d). Am 5. Tage wiesen die Ceratien dieser Kultur ehr starke Zeichen einer Atrophie des Zelleibes und der Hörner uf. Diese waren allerdings noch von entsprechender Länge, wohl aber chon von reduzierter Festigkeit, auf jeden Fall aber äußerst dünn und eer, so daß sie wie inhaltslose Futterale der Zelle aufgesetzt erschienen Fig. 15f). Sowohl bei der Kultur von 0,1 ‰, als auch bei dieser von ,5 ‰ KNO_3 waren recht häufig farblose Protoplasmatropfen oder blasen an den Hörnern (häufig an ihren Enden) oder in der Nähe der eißelspalte zu bemerken. Außerdem war die Bauchhernie auch hier vieder eine häufige Erscheinung.

c) KNO_3 1 ‰, 16° C.

Diese Lösung zeigt die bisher genannten pathologischen Ercheinungen noch in verstärktem Maße. Die sehr dünnen Hörner önnen ihre Festigkeit mehr und mehr einbüßen, so daß schließlich uch Formen entstehen, wie sie in der Dunkelkultur beobachtet wurden Fig. 14).

Alles in allem zeigen also die Kalisalpeterkulturen schon in geingen Verdünnungen (0,1 und 0,5 ‰) einen stark deformierenden Einfluß auf die Entwicklung der Ceratien; sind doch z. B. in der),1 ‰ Lösung nur noch $^1/_4$ der Individuen normal, $^3/_4$ aber abıormal ausgebildet:

1. Auffallend ist die mehr oder weniger starke Spreizung der Hinterhörner, besonders infolge der hier und da recht bedeutenden Ablenkung des Antapikalhorns (Fig. 15a, b, f). 2. Verkürzung des Apikalhorns und des rechten Hinterhorns kommt hier und da vor bei exzessiver Verlängerung des Antapikalhorns (Fig. 15c). 3. Gabelung ler Hinterhörner ist nicht selten (Fig. 15d). 4. In etwas erhöhter Konzentration und längerem Verweilen in der Lösung tritt eine sehr

auffallende Verdünnung der Hörner (oft aller, meist aber des Apikalhorns) ein. 5. Der Farbstoff sehr vieler „Salpeterformen" ist bräunlich bis braun-schwarz. 6. Eine weitere auffallende Erscheinung ist das sehr häufige Auftreten einer Bauchhernie und von extramembranösen Protoplasmatropfen und -blasen.

Diese letzteren Erscheinungen dürften für einen erhöhten Innendruck in der Zelle sprechen. Wie dieser zustande kommt, ist nicht ganz klar. Die Dünnheit der Hörner und des Exoskelettes überhaupt läßt vermuten, das KNO_3 ganz spezifische Eigenschaften auf die Ceratienzelle ausübt, die mit dem Lösungsdrucke offenbar direkt nichts zu tun haben. Es handelt sich natürlich auch da wieder um Störungen der Eiweißkolloide und des zellulären Stoffumsatzes, die, wie wir bis jetzt immer gesehen haben, stets zu Zelldeformationen führen. Welcher Teil des dissozierten KNO_3-Moleküls diese Störungen induziert, ob das K-Jon oder das —NO_3-Jon, ist von uns noch nicht näher geprüft worden. Wir müssen also diese spezielle Frage noch offen lassen und sprechen vorderhand nur von einer „Kalisalpeterwirkung" und von „Kalisalpeterformen" (d. h. bestimmte Ceratienformen, die durch KNO_3 deformiert wurden). In jedem Fall übt Kalisalpeter in den verwendeten Konzentrationen eine Art Giftwirkung aus. Absichtlich haben wir für unsere orientierenden Versuche nicht zu geringe Konzentrationen gewählt, um allfällige spezifische Wirkungen besser erkennen zu können. Versuche mit der entgiftenden Wirkung des Kalziums gegenüber KNO_3 haben wir noch nicht angestellt.

5. Versuch mit Knop'scher Nährlösung.

Ihre Zusammensetzung sei hier wiedergegeben: $MgSO_4$ 0,25, $Ca(NO_3)_2$ 1,0, KH_2PO_4 0,25, KCl 0,12, $FeCl_3$ 1 Tropfen, Aq. dest. 1000,0 = 1,62 ‰ Gesamtsalze.

Diese Nährlösung enthält den P als Monokaliumphosphat und reagiert deshalb sauer. Schon 1871 wurde sie von F. Famintzin und später von Klebs u. a. mit gutem Erfolge bei der Zucht besonders von Grünalgen verwendet. Es interessierte uns, diese saure Nährlösung auch bei C. hir. zu versuchen.

Zur Verwendung gelangten folgende drei Konzentrationen: Knop 1/1, Knop 1/2 verd., Knop 1/10 verd.

a) Unverdünnte Lösung, 16—17° C, Tageslicht.

Nach 3½ Tagen ist ein großer Teil der Cysten gekeimt, und die Ceratien sind zum Teil ausgewachsen. Daneben aber sind noch ziem-

ich viele Gymno- und Praeceratien zu beobachten. (In der Brunnen-
vasserkultur ist die Keimung zu dieser Zeit schon beendet.)

Die Knopsche Lösung verzögert somit die Keimung
:twas.

Die Messungen an 100 ausgewachsenen Individuen ergaben am
1. Tage folgende Verhältnisse:

Länge: μ	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200
Indiv.-Zahl:	2	12	6	10	12	22	16	8	2	4	—	6

Davon waren 88 % mit verkürzten, zum Teil ganz atrophischen
Hörnern, nämlich: 18 % mit fehlendem rechten Hinterhorn, 24 % mit
sehr kurzem rechten Hinterhorn, 44 % mit verkürztem rechten Hinterhorn und Antapikalhorn,
2 % mit stark verkürztem Vorderhorn.

Nur 12 % waren normal gestaltete Ceratien.

Die f. austriacum z. B. (mit schwach ausgebildetem 4. Horn), die in der entsprechenden
Brunnenwasserkultur bei gleicher Temperatur eine
Länge von 200—240 μ und eine Breite von
56—64 μ erreichte, mißt in dieser Lösung durchschnittlich noch 154—176 μ in der Länge und
48 μ in der Breite.

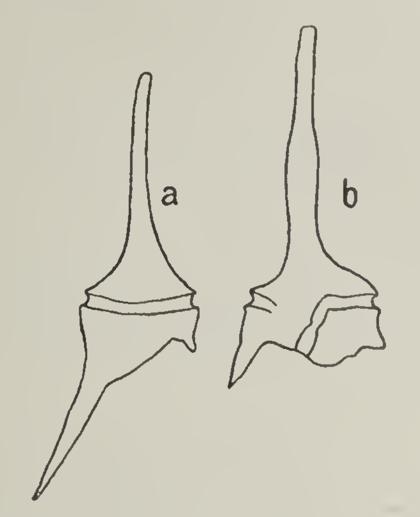


Fig. 16. Ceratium hirundinella aus Knopscher Nährlösung.
a Aus 1,62 ‰. Häufige Form, r. Hinterhorn sehr verkürzt, 3-hörnig.
b Seltene Form aus 1,62 ‰. Antapikalhorn fehlt.

Die unverdünnte Knopsche Lösung
hemmt demnach das Größenwachstum
der Ceratienzelle ganz beträchtlich. Die
Wachstumshemmung macht sich nicht nur allgemein geltend, sondern ganz besonders auch
partiell, und zwar hauptsächlich in der Verkürzung
der Hinterhörner. Das Antapikalhorn deviiert häufig etwas nach links.
Wir stellen also folgende Erscheinungen fest:

1. Verzögerung der Keimung in dieser unverdünnten Nährlösung.
2. Eine Längen-Breitenreduktion (normaler Zellen).
3. Eine Deformation infolge starker Verkürzung oder Unterdrückung einzelner Hörner (besonders häufig des rechten Hinterhorns)
(Fig. 16a und b).

b) Knopsche Lösung, ½ verdünnt (= 0,82 ‰ Gesamtsalze).

Die Keimung tritt ungefähr zu derselben Zeit ein wie bei der
vorigen Lösung; sie ist im Hinblick auf die ganze Kultur etwas gleichmäßiger.

Die Messung an 100 Individuen ergab am 4. Tage:

Länge: μ	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	232
Indiv.-Zahl:	2	1	3	8	10	17	16	12	12	9	8	1	1

Das Größenintervall hat sich hier durch das Auftreten längerer Formen etwas erweitert, und die Mehrzahl der Formen (92%) befindet sich im Längenintervall 136—192 μ (in der unverdünnten Lösung bloß 120—168 μ).

Von den 100 Individuen waren: 11% normale Formen, 9% ohne rechtes Hinterhorn, 30% zeigten ein stark verkürztes rechtes Hinterhorn, 50% wiesen starke Verkürzung der Hinterhörner auf. Die durchschnittliche Größe der Individuen ist gegenüber der vorigen Lösung merklich verbessert. Waren dort die Individuen mit fehlendem rechten Hinterhorn in 18% vorhanden, so ist dies hier nur noch in 9% der Fall. Sonst aber sind auch hier noch die gleichen Formstörungen ausgeprägt, wie wir sie bei der unverdünnten Knoopschen Lösung gesehen haben.

c) Knop 10fach verdünnt (=0,162‰ Gesamtsalze).

Die Messung an 100 Individuen am 4. Tage ergab:

Lg.: μ	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	240
I.-Z.:	2	3	4	9	9	15	14	11	10	6	6	5	3	1	1	1

Das Größenintervall ist hier ziemlich das gleiche wie im vorhergehenden Falle; nur sind hier die extremen Längen etwas zahlreicher vertreten.

Von den 100 Individuen waren: 36% normale Individuen, 36% zeigten ein stark verkürztes rechtes Hinterhorn, und 28% wiesen starke Verkürzung der Hinterhörner und des Vorderhorns auf.

Die Formstörung in dieser 10-fach verdünnten „Nährlösung" ist also bedeutend geringer als in den beiden anderen Lösungen; mit ihren 64% ist sie aber immerhin noch sehr beträchtlich.

Die hemmende Wirkung für die Ausbildung des rechten Hinterhornes scheint in dieser Lösung ausgeschaltet zu sein; wenigstens fielen uns keine Individuen mit fehlendem rechten Hinterhorn mehr auf, während dies in der unverdünnten Lösung in 18% und in der halbverdünnten in 9% der Fall war.

Weitere Verdünnungen haben wir nicht durchgeprüft. Es ist anzunehmen, daß, angesichts des sehr feinen Reaktionsvermögens von

eratium, bei höheren Verdünnungen der Prozentsatz der deformierten ndividuen immer mehr abnehmen wird. So günstige Bedingungen ie das Brunnenwasser mit seinen 1—2% Formanomalien dürften erst echt hohe Verdünnungen dieser „Nährlösung“ ergeben.

6. Versuche mit Klebsscher Nährlösung.

Ihre Zusammensetzung ist folgende: $MgSO_4$ 0,25, $Ca(NO_3)_2$ 1,0, $[H_2PO_4$ 0,25, KNO_3 0,25, Aq. destill. 1000,0 = 1,75‰ Gesamtsalze.

Im Vergleich zur Knopschen Nährlösung ist hier an Stelle des [alichlorids das Kalinitrat eingefügt; außerdem fehlt der Fe-Zusatz. Die nwesenheit des sauren Monokaliumphosphates macht die Lösung sauer.

Wir machten den Versuch mit drei Konzentrationen: $^1/_1$, $^1/_2$ und $^1/_{10}$ verdünnte Lösung.

) Klebssche Lösung ½-verdünnt (= 0,875‰ Gesamtsalze). 16—17° C.

Die Messung an 100 Individuen am 4. Tage ergab:

Länge: μ	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216
Indiv.-Zahl:	1	1	**12**	**13**	**25**	**18**	**9**	**14**	5	2

Eine Verschiebung der Größe nach unten (wie bei Knop) findet ier nicht statt; die Hauptmenge der Individuen liegt innerhalb des ängenintervalls 160—200 μ, unterscheidet sich lso wenig, aber immerhin deutlich, von den entprechenden Proben in Brunnenwasser (16—17° C).

Von den 100 Individuen waren nur 20% ormale, 80% zeigten Formanomalien, und zwar aren 5% ohne rechtes Hinterhorn, 75% zeigten in verkürztes rechtes Hinterhorn (Fig. 17).

Meist ist das Antapikalhorn sehr lang Fig. 17), beträchtlich länger als in der entprechenden Brunnenwasserkultur; auch spreizt s häufig. Das rechte Hinterhorn ist in der

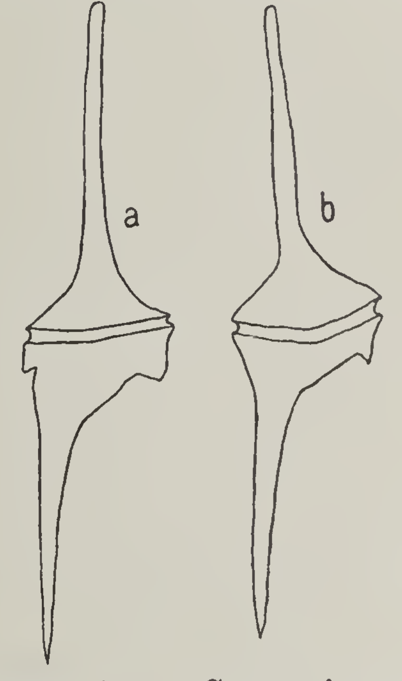


Fig. 17. Ceratium hirundinella aus Klebsscher Nährlösung.

Aus 0,875‰. — Häufige Form aus dieser Lösung, 2-hörnig, stummelförmiges rechtes Hinterhorn.

Wenig häufige Form aus der 10-fach verd. Kl.-Lösung. Der vorigen ähnlich. Relativ große Formen.

lebsschen Lösung (wie in der Salpeterkultur) das am meisten eeinflußbare Horn. Das 4. Horn ist (entsprechend der Temperatur) ıtweder nicht entwickelt oder nur schwach angedeutet.

Der Vergleich dieser Formen aus der Klebsschen „Nährlösung“ mit den „Salpeterformen“ zeigt eine sehr auffallende Übereinstimmung in der äußeren Gestalt vieler Individuen: nämlich sehr langes Antapikalhorn und daneben sehr kurzes oder fehlendes rechtes Hinterhorn, bei entsprechender Gesamtlänge der Individuen. Diese Übereinstimmung führt zu dem Gedanken, daß es sich bei den Formen aus der Klebsschen Lösung auch um eine Salpeterwirkung handeln könnte (s. Zusammensetzung). Die Knopsche Nährlösung dagegen, die statt KNO_3 Kalichlorid enthält, sonst ganz ähnlich wie die Klebssche zusammengesetzt ist, zeigt diese Übereinstimmung nicht, wenn ihr auch allerdings das rechte Hinterhorn recht häufig zum Opfer fällt; zudem sind aber die Formen in der Knopschen Lösung beträchtlich kleiner.

b) Die unverdünnte Klebssche Lösung ($^1/_1$ = 1,75‰ Gesamtsalze) zeigt die oben erwähnten Anomalien in qualitativ und quantitativ verstärktem Maße. Die Hörner sind hier häufig spitziger und dünner als bei normal entwickelten Individuen. Hierin kommt abermals die Salpeterwirkung zum Ausdruck.

c) Klebssche Lösung 10-fach verdünnt (= 0,175‰ Gesamtsalze).

Die Messung an 100 Individuen ergab:

Länge: μ	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	4	**10**	**8**	**8**	**16**	**20**	**15**	**12**	5	1	1

Die Größenverhältnisse haben sich gegenüber der ½-verdünnten Lösung (a) im Durchschnitt nicht, jedoch nur in den Extremen etwas geändert (verbessert). Von 100 Individuen zeigten nur noch 15% ein verkürztes rechtes Hinterhorn (statt 75% wie in a).

Das rechte Hinterhorn ist in dieser Verdünnung nur noch höchst selten unterdrückt. Das Antapikalhorn ist auch hier relativ lang und manchmal ziemlich massig.

Die Klebssche Lösung, $^1/_{10}$-verdünnt, wirkt also bedeutend weniger formstörend (85% normale, 15% Anomalien) als die Knopsche, die bei $^1/_{10}$-Verdünnung immer noch 64% Deformationen aufwies. Aber auch die Klebssche Lösung ist in dieser Verdünnung noch nicht die „ideale“ Nährlösung für Ceratium. Weitere Verdünnungen wurden nicht durchgeprüft.

7. Versuch mit Zusatz von Na_2CO_3.

Nachdem wir festgestellt hatten, daß saure Nährlösungen (Knop, Klebs) auch in $^1/_{10}$-Verdünnung zum Teil wachstumshemmenden Einfluß, besonders aber deformierende Wirkung auf die Formgestaltung von C. hir. ausüben, machten wir einen Versuch, indem wir cystenhaltiges Material in eine Lösung von Na_2CO_3 $^1/_{10}\,^0/_{00}$, die auf Lackmus noch schwach bläuend wirkt, brachten und bei 16° in diffusem Tageslicht sich entwickeln ließen. Wir stellten folgendes fest:

1. Die Ceratien entwickeln sich in normaler Zeit. 2. Sie zeigen keine Formabweichungen, weder in der Größe, noch in der Ausbildung der Hörner.

Daraus schließen wir, daß a) der sehr geringe Sodazusatz keinen störenden Einfluß auf Keimung und weitere Entwicklung von Ceratium ausübt; b) daß, verglichen mit schwach sauren „Nährlösungen“, für die Zucht von C. hir. schwach alkalische Lösungen vorteilhafter sind; c) daß das zu den Versuchen benutzte, infolge seines Kalkgehaltes schwach alkalische Brunnenwasser für C. hir. ein recht günstiges Kulturmedium darstellt, da es den natürlichen Verhältnissen weitaus am nächsten kommt. Dies haben uns unsere Versuche dutzendfach bewiesen.

Dieser orientierende Versuch ist natürlich nach verschiedenen Seiten hin noch ausbaubedürftig. Wir begnügten uns vorderhand mit obigen Feststellungen.

Nachdem also festgestellt ist, das C. hir. gegenüber sauren Medien sehr empfindlich ist, in schwach alkalischen jedoch am besten gedeiht, möchten wir nicht versäumen hervorzuheben, daß verschiedene Untersucher, wie O. Loew, Migula, Kossowitsch, Molisch, Benecke, Artari, Andreesen u. a.[1]), wenigstens für Grünalgen nachgewiesen haben, daß die meisten von diesen eine schwach alkalische Reaktion benötigen oder durch sie in ihrer Entwicklung wenigstens sehr gefördert werden. Volvocaceen ziehen nach Jakobsen eine schwach alkalische Reaktion einer sauren vor. Für gewisse braune (und farblose) Diatomeen ist von Benecke, Karsten, O. Richter, Oltmanns u. a. eine schwach alkalische Lösung ebenfalls als vorteilhaft erkannt worden.

Diesen Befunden über die Zweckmäßigkeit der alkalischen Reaktion des Nährmediums möchten wir unsere Beobachtungen an der Peridiniacee C. hir. anreihen.

---

1) Lit. in Oltmanns (Algen I u. II, I. Aufl.), sowie O. Richter (Ernährung der Algen 1911).

8. Die Wirkung des Kochsalzes auf die Ceratienkultur.

Zur Anwendung gelangten folgende Verdünnungen:
NaCl 0,05 %₀, 0,1 %₀, 0,25% bei 16° C (Zusatz zu Brunnenwasser);
0,5 % bei 8—10° (Zusatz zu Brunnenwasser).

a) NaCl 0,05 %₀ (+ *Brunnenwasser*) *bei* 16° C.

Die meisten Cysten sind am 4. Tage ausgekeimt und die Ceratien fertig entwickelt. Die Messung an 100 Individuen am 4. Tage ergab:

Länge: μ	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Ind.-Zahl:	1	—	2	6	8	4	5	**12**	**20**	**13**	**11**	4	7	5	2

Davon sind 74% *normal ausgebildet* (gut entwickelter Zellleib, mit normalen Vorder- und Hinterhörnern). 26 %₀ *zeigen verkürzte Hinterhörner*, nämlich: 8 %₀ verkürztes rechtes Hinterhorn, 18 %₀ Verkürzung beider Hinterhörner.

Eine Störung in der Form der Ceratien ist also in dieser 0,5 %₀₀ NaCl-Lösung schon nachweisbar: ¼ der Ceratien zeigt Anomalien, auffallend ist das Betroffenwerden der Hinterhörner, die sich in einer Verkürzung kundgibt.

b) NaCl 0,1 %₀ *bei* 16° C (*Brunnenwasser*).

Es tritt eine *Verzögerung der Keimung* ein: *nach 80 Stunden sind nur Praeceratien* vorhanden, erst am 5. Tage finden sich Ceratien vor.

Die Messung an 100 Individuen ergibt am 5. Tage:

Länge: μ	96	104	112	120	128	136	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224	232
Indiv.-Zahl:	1	1	3	5	**12**	**10**	**17**	**9**	**13**	4	4	3	7	4	2	1	3	1

Es macht sich eine *Größenreduktion* deutlich bemerkbar, indem viel kleinere Ceratien auftreten und das Gros der Individuen (61 %₀) im Größenintervall 128—160 μ liegt (statt wie oben 176 —200 μ).

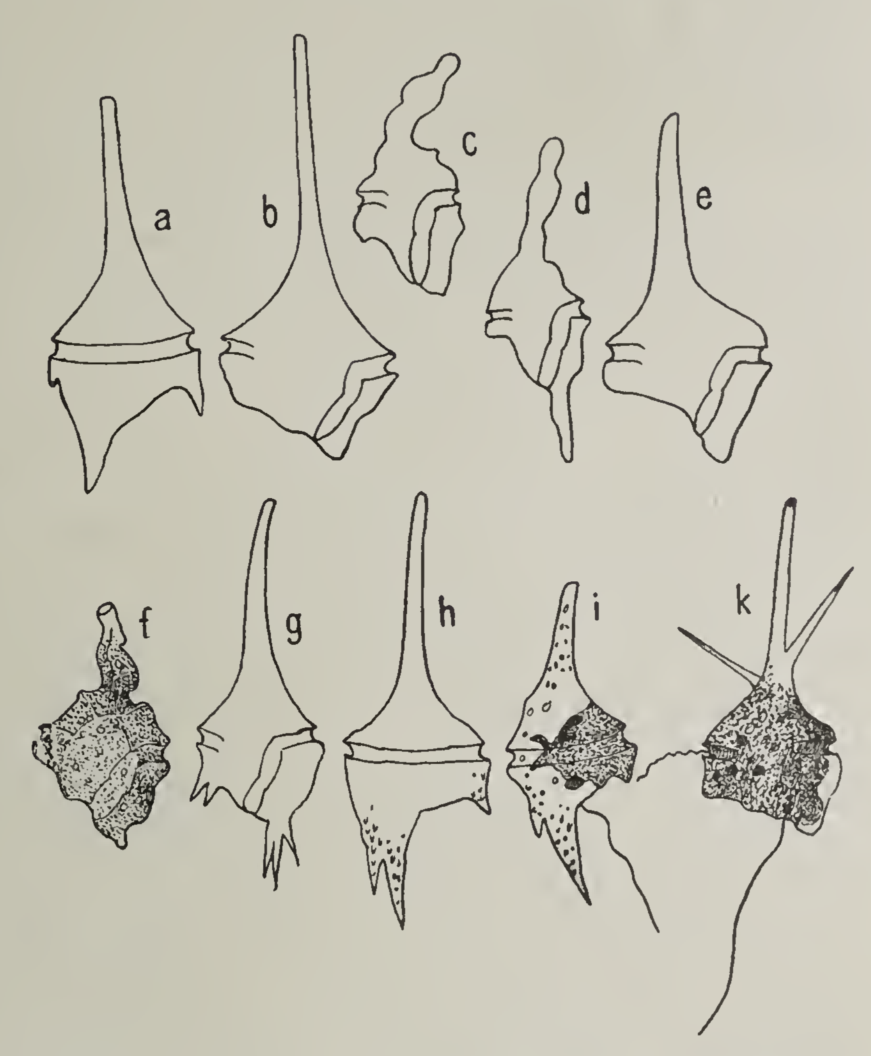
Von den 100 Individuen sind nur noch 23 %₀ *normal ausgebildet*, 77 %₀ sind *deformiert*, und zwar sind bei 63 %₀ beide Hinterhörner und meist auch das Vorderhorn verkürzt, bei 14 %₀ findet sich ein sehr atrophisches rechtes Hinterhorn.

In dieser 1 %₀₀ *Lösung ist die Formstörung schon eine sehr beträchtliche, mehr als* ¾ *aller Individuen sind deformiert.* Zur Verkürzung der Hinterhörner (sogar zur Unterdrückung derselben) gesellt sich auch die Verkürzung des Vorderhorns.

Wir verstehen daher die Größenreduktion. Auch die Raschheit der Keimung erleidet eine Einbuße.

c) NaCl 0,25 % 16° (Brunnenwasser).

Am 5. Tage sind die meisten Ceratien ausgekeimt und entwickelt. Es sind aber überhaupt keine Ceratien von normaler Größe



a Häufige Form. — 132 : 48 μ; aus NaCl 0,25%. Verkürzung der Hinterhörner.

b Aus 0,5% NaCl, in Brunnenwasser gebracht, nach 6 Tagen, ohne Hinterhörner, 144 : 60 μ.

c, d 9 Tage in 0,5 % NaCl gelegen und dann in Brunnenwasser übergeführt.

e Aus einer Cyste gezogen, die nach 14 Tagen aus einer 0,5% NaCl-Lösung in Brunnenwasser übergeführt wurde. 2-hörnige Form. Reduktion des Antapikalhorns. Aplasie des r. Hinterhorns. (Bauchansicht.)

f Ceratium, aus einer Cyste gezogen, die 14 Tage in 0,5% NaCl-Lösung gelegen und dann in Brunnenwasser übergeführt worden war. Dunkler Inhalt. Krüppelform.

g, h Zwei Ceratien, aus Cysten gezogen, die in 0,5% NaCl gelegen hatten und nach 32 Tagen in Brunnenwasser übergeführt worden waren. g 110 μ, h 115 μ.

i, k Aus 0,5% NaCl, nach 32 Tagen in Brunnenwasser. Plasmolyse (teilweise). Bei k eine Dreifachbildung am Apikalhorn. 105 : 48 μ.

Fig. 18. Ceratium hirundinella aus Kochsalzkulturen.

mehr entstanden, wie folgende Messung an 100 Individuen am 5. Tage zeigt:

Länge: μ	96	104	112	120	128	136	144	152	160	168
Indiv.-Zahl:	2	9	10	13	14	15	24	9	3	1

Also: 0 % normale Individuen, 100 % Deformationen.

Immer sind beide Hinterhörner stark verkürzt, auch das Vorderhorn ist jetzt bedeutend kürzer, zudem ist auch die Breite der Zelle geringer als normal.

Die Konzentration von 0,25 % macht sich also bereits an der ganzen Zelle — nicht bloß an den Hinterhörnern und ge-

legentlich am Vorderhorn — durch Deformation bemerkbar. 15% der Individuen besitzen überhaupt nur noch stummelförmige Hinterhörner (Fig. 18a).

Wir sehen also, daß NaCl-Lösungen in der beträchtlichen Verdünnung von $^1/_2$—$2^1/_2$ promille auf alle Fälle einen schädigenden Einfluß auf die Ceratienkulturen ausüben, einen Einfluß, der mit zunehmender Konzentration sich, wie die Verzögerung der Keimungsgeschwindigkeit und die Störung in der Formgestaltung zeigen, verstärkt. Das Kochsalz wirkt als ein Gift auf die Zelle ein.

An welchem Teil des Zellkörpers bzw. an welchem Prozesse des lebenden Protoplasmas diese Giftwirkung angreift, entzieht sich unserer genaueren Kenntnis. Immerhin bekamen wir den Eindruck, daß auch hier der Stoffumsatz besonders im Sinne der Assimilation stark gestört sein müsse. Aus der tierischen Physiologie ist zudem bekannt[1]), daß Neutralsalze, vorab das NaCl, vielfach einen die Atmung und Dissimilation erhöhenden Einfluß haben, wofür auch unsere Erfahrungen zu sprechen scheinen. Interessant ist in diesem Zusammenhange auch eine Beobachtung O. Hartmanns[2]) an Zygnema affine Kg., wonach der Zellinhalt dieser Alge bei 1—6% NaCl-Lösungen mit der Zeit vollständig schwindet; „es verzehrt sich also die lebende Substanz infolge Unvermögens zur Neubildung gewissermaßen langsam von selbst“. (Zygnema affine ist außerdem sehr empfindlich gegen höhere Temperaturen.)

Es ist aber von Interesse, noch eine weitere Parallele zu ziehen zwischen der NaCl-Wirkung bei dieser Peridinee einerseits und bei Grünalgen, Diatomeen usw. andererseits. Auch bei diesen Algengruppen ist im allgemeinen eine schädigende Wirkung des NaCl nachzuweisen. Es ist indessen hervorzuheben, daß manche Grünalgen merkwürdigerweise sehr hohe Konzentrationen von NaCl ohne Schaden vertragen. So soll Tetraspora explanata sogar in einer 16%igen Kochsalzlösung noch vegetieren können, und Stichokokkus soll erst bei 15% NaCl gestorben sein [zit. nach O. Richter[3])]. Die obere Grenzkonzentration gewisser Diatomeen betrug 7—10% NaCl; für eine große Zahl von Grünalgen liegt diese zwischen 1—6%. O. Richter[3]) hat zwei reingezüchtete Süßwasserdiatomeen (Nitzschia palea Kg. und Navicula minuscula Grun.) in 0,5—2% NaCl enthaltender Gelatine gezüchtet

---

1) S. Oppenheimers Handb. d. Biochemie d. Menschen u. d. Tiere. Jena 1908. (Artikel über Salzwirkung).

2) Arch. f. Entwicklungsmech. d. Org. 1918.

3) Die Ernährung der Algen. Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. usw., Monogr. u. Abhandlgn., Bd. II. Leipzig 1911.

und gefunden, daß dieselben nicht mehr als 2 % NaCl ertrugen. Die Rückimpfung auf Gelatine niederen NaCl-Gehaltes erzeugte stets eine sehr üppige Entwicklung, wobei eine Gewöhnung an den niedrigeren NaCl-Gehalt nicht nötig war.

Erwähnt sei nur noch, daß die von uns beobachtete deformierende Wirkung der NaCl-Lösungen auf C. hir. ein Seitenstück in Untersuchungen von A. *Richter*[1]) hat, der bei Mougeotia feststellen konnte, daß diese Fadenalge infolge Aufenthaltes in NaCl-Lösung ebenfalls bauchige Vorwölbungen der Zelle bekommt, und daß die Zellen sich zu sehr unregelmäßig verbogenen Fäden zusammenfügen usw. Auch bei Rhaphidium und Anabaena fand dieser Autor eine Veränderung der äußeren Gestalt infolge der NaCl-Wirkung.

* * *

Im Anschluß an diese Versuche möchten wir noch einige NaCl-Experimente erwähnen, die von einer etwas anderen Fragestellung ausgingen, nämlich: *wie entwickeln sich die Ceratien aus denjenigen Cysten, die mehr oder weniger lang in einer bestimmten NaCl-Lösung gelegen haben, bei Rücktransport in Brunnenwasser?*

Um die Cysten möglichst lange am Ausschlüpfen zu verhindern, haben wir die Kultur bei 8—10° C gezogen. Von dieser Temperatur wissen wir, daß sie die Keimung der Ceratiencysten stark verzögert (s. p. 122) und daß, was das wichtigste ist, Cysten, die längere Zeit in dieser Temperatur gehalten wurden, sich durchaus normal entwickeln, wenn sie nach einiger Zeit in das optimale Temperaturintervall gebracht werden.

So wurde denn cystenhaltiges Material in Brunnenwasser, dem 0,5 % NaCl zugesetzt war, bei 8—10° C gezogen.

Der Cysteninhalt kontrahiert sich vorerst, es tritt eine leichte *Plasmolyse* ein, die sich aber bei manchen Cysten allmählig zurückbildet. Der Inhalt der Cyste wird dunkel-, ja sogar schwarzbraun. Dennoch bereitet er sich bei vielen Cysten zum Ausschlüpfen vor: die Querfurche wird im Innern sichtbar. In diesem Stadium verharrt der Cysteninhalt längere Zeit. Nach 7 Tagen schlüpfen die ersten Gymnoceratien aus, sie wachsen aber sehr langsam und bleiben als Zwergformen mit sehr träger Geißelbewegung meist auf dem Schlamme liegen. Nach 14 Tagen sind diese Zwergformen — ganz kurzes Vorderhorn, fehlende Hinterhörner — ziemlich häufig. Aber gleichzeitig

1) Über Anpassung d. Süßwasseralgen an Kochsalzlösung. Flora 1892.

finden sich zahlreiche „unausgeschlüpfte" Cysten vor, deren Inhalt immer noch auf die Hälfte des ursprünglichen Volumens kontrahiert ist.

Nun interessieren uns hier weniger die in dieser Lösung entstandenen Ceratienformen, denn diese sind unter dem Einflusse zweier stark störender Faktoren zur Entwicklung gelangt, der schädigenden tiefen Temperatur und des relativ hohen NaCl-Gehaltes, der stets zur Deformation führt. Vielmehr interessiert uns das weitere Verhalten der Cysten.

1. 6 Tage in dieser 0,5 % NaCl-Lösung gelegene Cysten keimen, in Brunnenwasser gut abgespült und darin sich selbst überlassen, sehr schnell. Nach 14 Stunden sind bei 18° C bereits fertig ausgebildete Exemplare im Wasser schwimmend vorhanden. Es sind jedoch nicht alle Ceratien normal geformt. Auf 25 Ceratien kommen z. B. 16 normale (meist etwas kurze Hörner, aber ohne auffallende Korrelationsstörungen), 6 Zwergformen, 3 ohne Hinterhörner.

Die Hinterhörner sind also bei diesen Formen auch noch hier und da verkümmert. Die rasche Keimung und das schnelle Durchlaufen des Gymnodinium- und Praeceratiumstadiums ist hier sehr auffallend und darf vielleicht als Reizwirkung des NaCl aufgefaßt werden.

Als Seitenstück dazu wäre die Beobachtung von E. Küster[1]) aufzufassen, der gezeigt hat, daß die Ruhestadien des marinen Gymnodinium fucorum rascher keimen, wenn sie in hypertonische Lösungen (Nährlösungen mit 1—2 % NaCl.) übergeführt werden. Hier wirkt also offenbar auch der Konzentrationsunterschied als keimungsbeschleunigender Reiz.

2. 9 Tage in dieser 0,5 % NaCl-Lösung gelegene Cysten ergaben ca. 50 % Kümmerformen.

3. 14 Tage in 0,5 % NaCl-Lösung gelegene Cysten ergeben nur noch wenige ausschlüpfende Ceratien, die aber alle auf dem Praeceratiumstadium stehen bleiben.

Das erste, was nach dem Einbringen der zum Teil noch plasmolysierten Cysten in Brunnenwasser stattfindet, ist ein Rückgang der Plasmolyse, wohl infolge der Exosmose aufgenommener NaCl-Moleküle. Es handelt sich da aber wohl nicht um rein reversible Vorgänge, sondern es bleiben doch gewisse Störungen zurück; denn wir sehen, daß nach der Überführung der Cysten aus der NaCl-Lösung in frisches

1) Zit. nach Lemmermann, E., Algen d. Mark Brandenburg, 1910, III. Bd., S. 583.

Brunnenwasser immer noch eine beträchtliche Anzahl deformierter Ceratien auftreten. Der Anteil solcher deformierter Individuen ist um so größer, je länger die Cysten der schädigenden Wirkung des NaCl ausgesetzt waren.

9. Kulturversuche mit Traubenzuckerlösungen.

Um auch noch die Einwirkung eines Nichtelektrolyten kennen zu lernen, haben wir einige Versuche mit Traubenzucker (Glukose) gemacht, und zwar mit folgenden Lösungen: 0,5 %; 1, 2 und 5 %.

Aus der 5 %igen Kultur wurden am 5. Tage die ungekeimt gebliebenen Cysten in eine Lösung von ½ ‰ übergeführt.

a) 0,5 % Traubenzucker bei 20° C. Bemerkenswert ist die starke Verzögerung der Keimung. Nach 3½ Tagen sind nur wenige Exemplare ausgeschlüpft. Die meisten Cysten bleiben ungekeimt im Schlamm; der Inhalt dunkelt häufig nach, ganz ähnlich wie in der Kochsalzlösung, ohne eine Plasmolyse deutlich erkennen zu lassen. Nach 14 Tagen ist der größte Teil der Cysten abgestorben. Ihr Inhalt ist in Form großer Öltropfen zusammengeflossen wie bei den durch Kälte abgestorbenen Cysten. Daneben finden sich noch lebende unversehrte Cysten in geringer Zahl. In der Zwischenzeit sind keine Ceratien mehr ausgeschlüpft.

Die Messung der wenigen ausgewachsenen Cysten ergab am 4. Tag:

Länge: μ	144	152	160	168	176	184	192
Indiv.-Zahl:	1	1	2	3	2	5	3

Die großen Formen fehlen. Auf diese 17 Ceratien entfallen: 6 normal ausgebildete, 6 ohne rechtes Hinterhorn, 2 ohne die beiden Hinterhörner, 3 mit verkürzten Hinterhörnern.

Eine Bauchhernie ist fast bei allen Exemplaren zu beobachten, was auf erhöhten intrazellulären Druck zurückzuführen ist, worauf auch das Vorkommen einer zwiebelförmigen Anschwellung an der Hornbasis bei einigen Exemplaren hinweist. Die Bewegung der Ceratien ist träge, oft ruckweise.

b) 1- und 2 % Lösung: Auch diese Kulturen enthalten am 4. Tage nur einige wenige Ceratien, die aber durchwegs verkümmert sind. Das rechte Hinterhorn ist stummelförmig. Meist bleibt die Ausbildung auf dem Praeceratiumstadium stehen; der Zellinhalt ist dunkelbraun. Nach dem 4. Tage schlüpfen keine weiteren

Ceratien mehr aus. Nach 14 Tagen ist die Mehrzahl der Cysten zugrunde gegangen.

c) 5 % Lösung: Sie verhindert die Keimung vollständig.

d) Die am 5. Tage vorgenommene Verdünnung der 5 % Kulturflüssigkeit auf 1/2 ‰ bewirkte nach 1 1/2 Tagen die Keimung einer Anzahl Cysten und die Entwicklung zu fertigen Ceratien.

Die Messung am 2. Tage ergab an 100 ausgewachsenen Ceratien:

Länge: μ	144	152	160	168	176	184	192	200	208	216	224
Indiv.-Zahl:	4	4	8	**12**	**16**	**16**	**16**	8	8	4	4

Von diesen Individuen waren: 3-hörnig 76 %, 4-hörnig mit schwach entwickeltem 4. Horn 4 %, 4-hörnig mit gut entwickeltem 4. Horn 8 %, Anomalien: 2-hörnige Individuen (Fig. 19) 12 %, wovon 6 % mit zwiebelförmiger Anschwellung der Hornbasis.

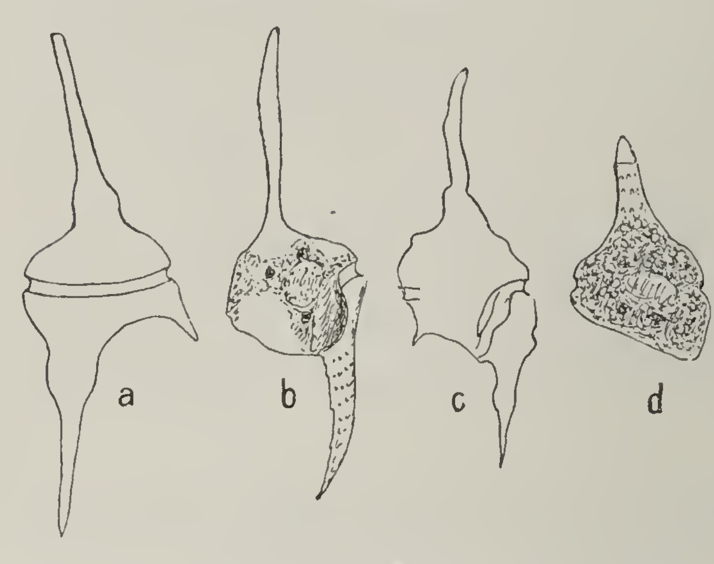


Fig. 19. Einige häufigere Formen aus der Traubenzuckerkultur bei 20 ° C.

a, b aus 0,5 % Glukose. Aufgedunsene Hornbasis; r. Hinterhorn verkürzt. Bei b ist die Bauchhernie sichtbar; r. Hinterhorn nicht vorhanden. Hier ist auch der Protoplast stellenweise von der Membran abgehoben.

c, d aus 1 % Glukose; bei 20°, nach 65 Stunden. Dunkelbrauner Inhalt, d ziemlich häufige Form, im Praeceratiumstadium stehenbleibend. Vorderhorn mit hyaliner Papille; keine Hinterhörner. (Ähnliche Formen in 2 % Glukose.)

Es ist anzunehmen, daß die Schädigung der Ceratien bzw. der Anstoß zur Bildung von Deformitäten durch die 5 % Lösung schon in der Cyste gesetzt wurde. Die starke nachträgliche Verdünnung auf 1/2 ‰ hat dann verschiedene Schädigungen wieder gut gemacht, so daß immerhin bloß etwa 1/8 der Formen Mißbildungen aufweisen, 7/8 jedoch sich normal entwickelt haben. Daß aber infolge des Traubenzuckers die Individuen besser entwickelt gewesen wären, können wir nicht behaupten; waren doch bei dieser, der Vierhörnigkeit günstigen Temperatur von 20° bloß 12 % 4-hörnig, 76 % dagegen ausgesprochen 3-hörnig. Die Anomalien der Traubenzuckerlösungen zeigen eine große Ähnlichkeit mit denjenigen, die bei 9—12° C gezüchtet wurden: 2-hörnige Formen, Bauchhernie, aufgetriebene Hornbasis.

Wir stellen also an diesen Kulturen in Traubenzuckerlösungen folgendes fest:

1. In 0,5—2 % Lösung starke Verzögerung der Keimung und Ausbildung vieler Formanomalien, Absterben vieler Cysten.
2. In 5 % Lösung vollständige Verhinderung des Ausschlüpfens.
3. Verdünnung auf ½ ‰ vermag 5 Tage lang in 5 % Traubenzucker gelegene Cysten in 1½ Tagen zu fertigen Ceratien zu entwickeln.
4. Erscheinungen erhöhten Innendruckes an fertig entwickelten Zellen, sowie hier und da Plasmolyse (Fig. 19b).

Als Nährzusatz dürfte Traubenzucker kaum stärker als 0,1 ‰ verwendet werden.

Verglichen mit den Befunden bei den angewandten Salzen, also Elektrolyten, zeigt Ceratium gegenüber diesem Nichtelektrolyten kein spezifisch anderes Verhalten. Wir treffen hier wieder dieselben Mißbildungen, zum größten Teil Hemmungsbildungen, wie bei Salzlösungen, ja wie bei den Temperatur- und Lichtversuchen.

Einige Bemerkungen über die Ergebnisse aus vorstehenden Versuchen.

Auch die Versuche über den Einfluß chemischer Agentien haben dargetan, daß C. hir. im Prinzip wieder ähnliche Formveränderungen ergibt, wie wir solche schon von den Temperatur- und Lichtversuchen her kennen, nämlich Erscheinungen der Größenreduktion der Hörner, die bis zur Aplasie bestimmter Hörner gehen kann. Am häufigsten wird auch hier wieder das rechte Hinterhorn, dann das Antapikalhorn von diesen deformierenden Mechanismen, deren Ergebnis wohl der Hauptsache nach als Hemmungsbildungen zu bezeichnen ist, betroffen. Auch hier begegnen wir wieder der charakteristischen Bildung einer Bauchhernie. Einige Erscheinungen allerdings sind derart spezifisch, daß man sie, soweit wir bisher sehen, als rein chemisch bedingte hinstellen darf, nämlich die durch Salpeterwirkung induzierten Formveränderungen, wie die häufig zu beobachtende Verdünnung aller und die oft vorkommende extreme Verlängerung einzelner Hörner. Auch die Spreizung der Hinterhörner in Salpeterlösungen haben wir sonst nie gesehen; sie hat nur äußerlich eine gewisse Ähnlichkeit mit der Temperaturspreizung. Sicher liegen ihr aber andere Prozesse zugrunde.

Unsere Versuche haben weiterhin ergeben, daß in alkalischem Nährmedium C. hir. besser gedeiht als in saurem. Eine ideale Nährlösung haben wir allerdings noch nicht gefunden. Sie muß schwach alkalisch sein, Spuren von organischen Substanzen und reichlich O_2 und CO_2 enthalten, also dem natürlichen Nährsubstrat möglichst nahe

kommen. Wir haben uns begnügt, Ceratium etwa 4—5 Wochen in unseren Kulturen mittels Brunnen- oder Seewasser lebend zu erhalten.

Endlich müssen wir noch auf eine im Anfange dieser Abhandlung aufgeworfene Frage zurückkommen: Warum keimen die Cysten an ihrem Fundorte in 100—135 m Tiefe nicht aus? Wir haben gesehen, daß es die tiefe Temperatur (4—5° C) allein nicht sein kann, die die Keimung verhindert, da wir in dieser Temperaturlage eine, wenn auch sehr langsame Keimung feststellen konnten. Ferner kann das keimungshindernde Moment auch nicht in der relativen Lichtlosigkeit dieser Tiefe liegen, da wir die Cysten regelmäßig auch im Dunkeln keimen und sich gut entwickeln sahen. Auch der hydrostatische Druck, unter dem die Cysten stehen, kann keine Rolle spielen, wie wir nachher noch sehen werden.

Der Grund, weshalb die Cysten an ihrem natürlichen Fundorte nicht auskeimen, kann nur in der chemischen Beschaffenheit des Substrates liegen, dessen Hauptmerkmale sind: fast absoluter Mangel an Sauerstoff, nicht unbeträchtliche Alkalinität, Anwesenheit nicht oxydierten Schwefels (FeS). Zu dieser chemischen Beschaffenheit mögen natürlich Lichtmangel und tiefe Temperatur als die Hintanhaltung der Keimung unterstützende Faktoren summierend hinzutreten. Verpflanzung der Cysten in O_2-haltiges Wasser (dest., See- oder Brunnenwasser) bewirkt sofort die Einleitung der Keimung.

Der Zufall wollte es, daß wir über diese Verhältnisse noch weiteren Aufschluß erhielten. Eine Schlammröhre, mit der im Februar 1921 Schlamm vom Seegrunde entnommen worden war, blieb aus Versehen ungeöffnet. Sie befand sich in einem Raume von ca. 16° C und wurde erst Ende April, nach etwa 2 ½ Monaten, geöffnet. Die Cysten zeigten, wie mikroskopisch festgestellt wurde, durchaus keine Keimung, und auch in dem überstehenden Seewasser ergab die Zentrifugierung keine Ceratien. Die Cysten wurden dann zu Kulturzwecken verwandt und ergaben unter optimalen Bedingungen in der Keimungsgeschwindigkeit und der Entwicklung der Ceratien keine Abweichung von den Befunden mit frisch verarbeitetem Material. Diese zufällige Beobachtung zeigt, daß sowohl die Temperaturerhöhung (auf 16° C), als auch die veränderten Druckverhältnisse (normaler Luftdruck von 1 Atmosphäre, statt ca. 12 Atm.) keinen Einfluß auf die Cysten ausgeübt haben. Erst die Änderung des Substrates gab den Anstoß zur Keimung und Weiterentwicklung der Cysten.

Hinsichtlich der Salzlösungen mag hier noch folgendes erwähnt werden: Sehr wahrscheinlich ist es bei den NaCl-Kulturen das Na-Jon,

las die stark schädigende Wirkung auf das Protoplasma der Zelle ver-
ırsacht, ähnlich wie das K-Jon in der Salpeterlösung. Diese ein-
vertigen Metalljonen üben eine erhebliche Giftwirkung aus, und es
scheint, daß, wenn nur eine einzige Art von Metalljonen in der Lösung
vorhanden ist, diese Wirkung stärker zum Ausdruck kommt als in den
Lösungen mit verschiedenen Metalljonen. Über die entgiftende Wirkung
ler Ca-Jonen sind Versuche unsererseits geplant. Überhaupt soll hier
ıochmals der mehr orientierende Charakter unserer bisherigen Unter-
suchungen mit chemischen Mitteln betont werden.

D. Mechanische Läsion des Cysteninhaltes durch Schütteln.

Eine Probe cystenhaltigen Materials (1919) wurde mit etwas Kalk-
schlamm lange und kräftig geschüttelt. Durch diese Maßnahme hofften
wir, irgendwelche Anhaltspunkte über allfällige
Verletzbarkeit des Cysteninhaltes durch äußere
Insulte zu erlangen. Das Präparat wurde dann
ıach der Sedimentation bei 18° C in Brunnen-
wasser sich selbst überlassen und regelmäßig
beobachtet.

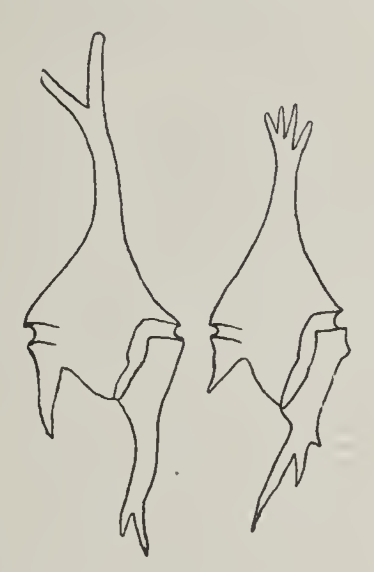


Fig. 20. Zwei Individuen von Ceratium hirundinella, die Wirkung der mechanischen Erschütterung zeigend.

Zwei- und Mehrfachbildungen an den Polhörnern.

Das Ergebnis war, daß schon an Prae-
ceratien, dann aber besonders an fertigen
Ceratien einfach- und mehrfach gegabelte,
sowie gekrümmte und verkürzte Hörner
zahlreicher auftraten als im ungeschüttel-
ten Kontrollpräparat bei 18° C.

Dies spricht nach unserer Auffassung für
feine Läsionen des Cysteninhaltes infolge
des Schüttelns der Cysten mit Kalk-
schlamm. Die beigegebenen Abbildungen zeigen
Individuen, bei denen die mechanische Läsion die
Ursache für die ein- und mehrfache Gabelung am
Apikal- und Antapikalhorn abgegeben haben dürfte. Aus Schüttel-
versuchen an tierischen Eiern (Frosch, Triton usw.) wissen wir, daß durch
lie Schüttelbewegung allein schon bedeutende Entwicklungsstörungen
ıervorgerufen werden können.

Die Art der Läsion des Protoplasten ist uns unbekannt. Mög-
icherweise handelt es sich um winzige Risse im Protoplasmakörper,
besonders in der Gegend der Hörner. Es ist aber auch wohl denkbar,
laß der Protoplast als kolloidales Gebilde infolge des Schüttelns stellen-
weise verändert worden ist, indem entweder lokale Koagulationen oder

Desaggregationen entstanden sind. Es ist bekannt, daß durch das Schütteln von Solen (Eiweißsolen, Peptone) sowohl Koagulationen erzeugt, als Aggregationen aufgehoben werden können (z. B. Gelatinesolen[1]).

Der Reiz infolge der allfällig entstandenen Läsion ist bei den Individuen in Fig. 20 durch eine hyperplastische Bildung am Apikal- und Antapikalhorn beantwortet worden.

In seiner Arbeit „Über die Formanomalien bei Ceratium hirundinella" hat G. Huber[2]) verschiedentlich auf die Bedeutung der Einwirkung mechanischer Läsionen und ihren Zusammenhang mit bestimmten Formanomalien aufmerksam gemacht. Durch vorliegende experimentelle Untersuchung dürfte dargetan sein, daß diese Auffassung für manche Formanomalien zu Recht besteht.

Anwendung experimenteller Ergebnisse auf Fragen der angewandten Limnologie.

In der Planktonkunde besteht immer noch eine Reihe offener Fragen über Ceratium hirundinella. Es ist klar, daß manche derselben nur an Hand von Versuchen mit einer ganz bestimmten Fragestellung und vor allem mit Material von anderen Lokalitäten gelöst werden können. (Wie es denn überhaupt dringend erwünscht wäre, wenn immer zahlreichere Planktonorganismen experimentell bearbeitet würden, was bisher allerdings nur für sehr wenige derselben der Fall ist.) Gestützt auf verschiedene Versuchsergebnisse glauben wir nun, der Beantwortung einiger, C. hir. betreffender Fragen der angewandten Limnologie näher treten zu können.

1. Weshalb steigt C. hir. in den Gebirgen nur bis zu einer bestimmten Höhenlage, in den Alpen z. B. nur selten über 2000 m über Meer?
2. Weshalb dringt C. hir. nur spärlich in nördliche Breiten vor?
3. Warum perennieren in manchen Seen die Ceratien, in anderen nicht?
4. Weshalb meidet C. hir. Meer- und Brackwasser?

Eine Reihe anderer Fragen — Größenzu- und Größenabnahme, Hörnerzahl, Spreizung — ist bei den einschlägigen Kapiteln behandelt worden.

Bei der Beantwortung der Fragen 1—3 ist in erster Linie auf den Temperaturfaktor besonderes Gewicht zu legen. Welche enorme

---

1) Vgl. Handovsky, H., Leitfaden der Kolloidchemie 1922, p. 100.

2) Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. u. Hydrographie 1914.

Rolle dieser für das Leben der Ceratien spielt, haben wir in unseren ahlreichen Kälte- und Wärmeexperimenten dargestellt. Haben wir uch nur mit bestimmten Rassen, nämlich den Zürichseerassen, gearbeitet, o darf man doch cum grano salis gewiß manche der von uns gevonnenen Resultate für andere Ceratiumrassen verallgemeinern, und s ist sicher nicht zuviel gesagt, wenn man behauptet, daß Ceratium m allgemeinen in tiefen Temperaturen sich nicht oder nur langsam ntwickelt, sie deshalb, wenn möglich, auch meidet; während es in nittleren Temperaturlagen (Optimum 15—23°) am besten gedeiht. — C. hir. ist eine Warmwasserform, besitzt somit als solche in der Ebene seine Maxima in der warmen Jahreszeit, um im Winter entweder ganz zu fehlen oder nur noch in bedeutend reduzierter Individuenzahl vorhanden zu sein. — Mit steigender Höhenlage nun nimmt bekanntich die Wassertemperatur mehr und mehr ab, so daß wir schon in Höhen von 1500, 1600—1800 m nicht selten Temperaturen von maximal 2—15°, oft, je nach Lage, sogar noch etwas weniger, und dies nur ür eine kurze Spanne Zeit, messen. Diese tiefen Temperaturen bilden ber sicher für manche Lokalrassen eine unterste Grenze der normalen Entwicklungsmöglichkeit. Nur wenige Ceratienrassen haben vermocht, ich diesen besonderen Temperaturverhältnissen anzupassen.

Neben dem Temperaturfaktor spielt aber auch der Ernährungsaktor eine sehr wichtige Rolle. — C. hir. gedeiht am besten in inem Medium, das gelöste organische Stoffe in nicht zu geringer Menge nthält. Ganz reines, klares, sehr nährstoffarmes Wasser meidet es in ler Regel. Solches Wasser findet sich in der Ebene, außer in Quellen der von solchen gespeisten künstlichen Bassins, nicht oder nur elten; weshalb C. hir. in der Ebene denn auch fast ausnahmslos die tehenden, eutrophen Gewässer bewohnt. Im Gebirge jedoch ist solch eines, nährstoffarmes (oligotrophes) Wasser — Schmelzwasser von Schnee und Gletscher, Grundwasser — sehr häufig. Nur dort, wo vir Temperaturen von mindestens 12—15° C Max. messen, und wo rganischer Nährstoff (z. B. von Alpweiden) im Wasser gelöst enthalten st, finden wir zuweilen noch Ceratiumpopulationen. Manche Gebirgsseen aben außer dem relativ kalten, nährstoffarmen Wasser noch eine tarke Sedimentation eines feinen Schlammes, der allfällige Cysten zudecken vürde, was natürlich für eine dauernde Ansiedlung von Ceratium ebenalls sehr hinderlich wäre.

C. hir. steigt in den Alpen (von Ausnahmen abgesehen) im llgemeinen kaum über 2000 m ü. M. — In den Seen des Berninanassivs, die in der Höhenquote 2200—2800 m liegen, und von denen

einige nicht einmal jedes Jahr auffrieren, fand G. Huber[1]) Ceratium nirgends. Dagegen erwähnt Zschokke[2]) einige hochalpine Vorkommnisse über 2000 m und als höchsten bekannten Fundort den Schwarzsee am Matterhorn, 2558 m. Allein das sind Ausnahmen im Hinblick auf die sehr vielen hochalpinen Gewässer, in denen Ceratium fehlt. Sie beweisen nur die Anpassungsfähigkeit mancher Ceratienrassen an tiefe Temperaturen, lange Eisbedeckung, ausgedehnte Winterruhe. Im allgemeinen scheint aber die Adaptation von C. hir. im Hochgebirge doch ihre ziemlich engen Grenzen zu haben, und es ist auffallend, daß gerade in alpinen Seen Formanomalien von C. hir. relativ häufig auftreten. Daß stark mißgestaltete Ceratien nur in beschränktem Maße lebensfähig sind, haben wir in unseren Versuchen stets gesehen.

Außer der Temperatur und dem organischen Nährgehalt scheint aber auch — und dies ist ein dritter Faktor — der mineralische Gehalt des Seewassers eine Rolle zu spielen; insofern als C. hir. kalkhaltige Gewässer vorzuziehen, kalkarme dagegen eher zu meiden scheint. Schon Lemmermann[3]) macht in seiner Arbeit über das „Plankton schwedischer Gewässer“ auf diesen Punkt aufmerksam. Die erwähnten Gewässer der Bernina z. B., wo C. hir. in den Untersuchungsjahren 1905 und 1906 fehlte, liegen völlig im Urgestein; das Wasser weist dort eine relative Kalkarmut auf. Auf diese Verhältnisse ist bei weiteren Untersuchungen, falls diese die Frage einer Lösung entgegenführen sollen, entschieden mehr zu achten als bisher.

Ähnliche Verhältnisse bezüglich der Temperatur, der Oligotrophie und teilweise auch des Kalk- bzw. Kieselsäuregehaltes wie die alpinen Seen zeigen im allgemeinen auch die Seen des hohen Nordens, sofern solche nicht in Kulturgebiet liegen. — C. hir. ist nachgewiesen in einigen Gewässern der Halbinsel Kola und von Island. Wesenberg-Lund und Ostenfeld[4]) vermißten allerdings in zwei großen isländischen Seen mit einer maximalen Temperatur von 7—12° C C. hir. vollständig. Ob dieses Fehlen der tiefen Temperatur oder einem gewissen zu hohen Kieselsäuregehalt (bzw. einer zu großen Kalkarmut) zuzuschreiben ist — die beiden Seen, Thingvallavatn und Myvatn, liegen im Lavagebiet — ist nicht recht ersichtlich. Im Enaresee (nördlichstes Lapp-

1) Huber, G., Das Phytoplankton der Berninaseen. Aus Rübel, Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. Engl. Bot. Jahrb. 1911, Bd. XLVII.

2) Zschokke, F., Die Tierwelt in den Hochgebirgsseen. Neue Denkschr. d. Schweiz. Ges. f. Naturw. 1900.

3) Lemmermann, E., In Arkiv för Bot. Stockholm 1904.

4) In Proceedings of the Royal Soc. of Edinburgh 1906, Vol. XXV, Part. XII.

land) fand Levander[1]) C. hir., das von ihm, wie wir hervorheben wollen, stets als 3-hörnige Form, ohne Temporalvariation, beschrieben wird. Doch sind im hohen Norden neben 3-, auch 4-hörnige Formen beobachtet worden [Richard[1])]. Ausnahmsweise steigt C. hir. also sehr weit in den hohen Norden empor; aber es scheint doch im allgemeinen in den dortigen Gewässern recht oft zu fehlen. Von Grönland sind uns (nach der Zusammenstellung von Wesenberg-Lund[2]) keine Standorte bekannt, und auch Bachmann[3]) erwähnt in den „Beiträgen zur Algenflora des Süßwassers von Westgrönland" Ceratium nicht. Viele arktische Seen besitzen eine Temperatur, die 4° an der Oberfläche nie übersteigt (polarer Seentypus nach Forel). Bei der Besprechung der physiologischen Kardinalpunkte der Temperatur (p. 159) haben wir ca. 5° als Minimum aufgestellt. Es scheint somit, daß diese experimentell gewonnene Feststellung auch mit den Beobachtungen in der Natur gut übereinstimmt.

Trotzdem C. hir. als Warmwasserorganismus angesprochen werden muß, hat es sich doch stellenweise, wie die Vorkommnisse in den Alpen und im hohen Norden zeigen, an recht tiefe Temperaturen in beträchtlichem Maße anzupassen vermocht. Eine solche Anpassung an kaltes Wasser sehen wir aber auch in der Überwinterung von Ceratien in vielen Seen der Ebene. Während C. hir. in nordeuropäischen Seen eine ausgesprochene Periodizität zeigt (es erscheint März-April, erreicht sein Frequenzmaximum im Juli-August und verschwindet allmählig gegen Ende September-Oktober), verhält es sich in südlicher gelegenen Seen (schon der Schweiz und besonders der insubrischen Seen) als perennierender Organismus, allerdings stets mit einem mehr oder weniger stark ausgesprochenen Sommermaximum. Die Individuenzahl in den Wintermonaten ist dann aber doch meist eine auffallend geringe (Zürichsee, Vierwaldstättersee u. v. a.). Sogar in dem 1562 m hoch gelegenen Davosersee überwintert C. hir. nach den Beobachtungen von Suchlandt[4]), jedoch nur in vereinzelten Exemplaren. Wir sind überzeugt, daß, wenn das Winterplankton vieler Seen noch besser bekannt sein wird, man auch da noch C. hir. finden wird, wo man bisher an dessen absolutes Verschwinden während des Winters geglaubt hat. Weshalb in den einen Seen C. hir. im Winter nicht gefunden wird bzw. nur in äußerst reduzierter Individuen-

1) Zit. nach Wesenberg-Lund, Plankt. Investig. 1908, p. 266.

2) Ibid.

3) Luzern 1921.

4) Beob. über die Phytoplankt. d. Davosersees. I.-D. Lausanne. Davos 1917

zahl auftritt, in anderen Seen dagegen in immerhin noch ansehnlicher Menge, ist nicht leicht zu sagen; da spielen offenbar Rasseneigentümlichkeiten und von Fall zu Fall genau zu ermittelnde lokale physiko-chemische Eigenarten der Gewässer eine wichtige Rolle. Das scheint aber für die Existenz von C. hir. in einem See von Wichtigkeit zu sein, daß nicht konstant eine (wenig variierende) tiefe Temperatur in demselben herrscht (vgl. hochalpine und arktische Seen), sondern daß größere Jahresmaxima vorkommen, daß also mehr oder weniger erhebliche Temperaturschwankungen bestehen. In einem konstant kalten See (z. B. + 4° C) wird C. hir. wohl nie vorkommen können.

Während wir in der vorstehenden Betrachtung einem großen Anpassungsvermögen verschiedener Lokalrassen an tiefe Temperaturen begegnet sind, dürfte ein solches gegenüber Salzlösungen nicht bestehen. In der Natur kommt hier außer den typischen Salzseen nur Brack- und Meerwasser in Betracht. Im Meerwasser ist C. hir. nie lebend gefunden worden; aber auch im Brackwasser verschwindet C. hir. sofort. Lemmermann, der bei seinen Untersuchungen des Planktons schwedischer Gewässer (l. c.) auch Proben aus brackischem Wasser untersucht hatte, fand in diesem Hyphalmyroplankton C. hir. nicht; an seine Stelle treten sofort marine Formen — C. tripos und C. fusus.

Nach mündlicher Mitteilung holländischer Forscher (Frau Dr. Wibout und Herr Dr. Redeke) fanden auch diese C. hir. nie im Brackwasser. Ihnen gilt C. hir. direkt als eine Leitform für Süßwasser.

In unseren Versuchen haben wir C. hir. als äußerst empfindlich gegen sehr geringe NaCl-Lösungen erkannt. Nun enthält ja besonders das Meer-, weniger das Brackwasser im Vergleich zu den von uns verwendeten Salzlösungen ganz erhebliche NaCl- (und andere Salz-) Mengen, Meerwasser um 3 %, Brackwasser je nach Verdünnung.

Weshalb in einem Falle eine relativ große Anpassung an niedere Temperaturen stattfindet, im anderen Falle keine Anpassung an noch so geringe Salzlösungen, ist nicht leicht zu sagen. Offenbar erleidet der Protoplast mit seinen Hilfsapparaten durch die niedere Temperatur nicht jene Störung bei der Abwicklung seiner Lebensfunktionen, wie dies infolge der körperfremden Salzlösungen der Fall ist.

Schlußbemerkungen.

In unseren Kulturen, auf die wir verschiedene Temperaturgrade, Lichtarten und chemische Agentien einwirken ließen, haben wir zwei große Kategorien von Formveränderungen an der Ceratiumzelle festgestellt:

1. normale Formveränderungen, die mit solchen in der Natur durchaus konform sind, und zwar:
   a) Größenveränderungen des Zellkörpers und seiner Teile, ohne Korrelationsstörungen.
   b) Richtungsveränderungen der Hörner, vor allem größere oder geringere Spreizung der Hinterhörner.
   c) Das verschiedene Verhalten des akzessorischen 4. Horns (linken Hinterhorns).
2. Pathologische Formveränderungen des Zelleibes und seiner Fortsätze:
   a) Volumvergrößerung der Zelle (in den Kältekulturen), plumpe Formen bis zu den extremsten Graden, Volumveränderung bei Kümmerformen (bzw. Hungerformen) in Dunkelkulturen usw
   b) Formveränderungen an den Hörnern: Pathologische Grade von Divergenz und Konvergenz der Hinterhörner, Hörnerreduktion, die bis zur völligen Aplasie einzelner Hörner schreiten kann, wobei im Gang der Reduktion eine Gesetzmäßigkeit unverkennbar ist. Hyperplastische Bildungen an den Hörnern, besonders Gabelungen und Mehrfachbildungen.

Von Interesse ist, daß man auch von diesen pathologischen Formveränderungen die meisten in der Natur gefunden hat.

Der sehr prägnanten Form von C. hir. mit seinen charakteristischen Ruhestadien, seinem panzerbedeckten Körper, seinen Hörnern, seinen Geißeln und seiner aktiven Beweglichkeit ist es zu verdanken, daß eine Anzahl morphologischer, durch innere Vorgänge induzierter Erscheinungen äußerlich überhaupt wahrnehmbar wird, und so erweist sich Ceratium geradezu als ein Schulbeispiel für das Studium der Wirkung morphogenetischer Reize. Nie wären diese Ausdrucksmöglichkeiten von einer fortsatzlosen Zelle mit einer mehr indifferenten (z. B. Zylinder- oder Kugel-)Form zu erwarten gewesen.

Als sehr mächtige morphogenetische Reize haben wir für unser Versuchsobjekt die Temperatur, das Licht und bestimmte chemische Agentien kennen gelernt. Wir haben nach Möglichkeit die Grenzen zu bestimmen gesucht, innerhalb welcher die Bedingungen für optimale Formbildung gegeben sind, und gesehen, wie genau unser Untersuchungsobjekt auf gewisse Temperaturintervalle, Lichtqualitäten und chemische Milieubeschaffenheit eingestellt ist, und wie prompt es auf die Änderung dieser Faktoren reagiert.

Sehr auffallend aber ist, wie C. hir. auf die verschiedenen thermischen, optischen und chemischen Reize antwortet. Und da müssen

wir feststellen, daß gleiche oder ähnliche Formanomalien durch ganz verschiedene Reize entstehen können. Wie oft hatten wir z. B. das Vorkommen 2- und 1-hörniger Formen konstatiert! Die morphologischen Ausdrucksmittel dieses einzelligen Organismus sind also doch recht beschränkt. Sind sie bei den höher organisierten pflanzlichen Organismen größer? Eine Vergleichung ergibt die interessante Parallele, daß auch für sie diese Beschränkung der Ausdrucksmittel gilt. Werden doch nach Pfeffer[1]) z. B. „die durch verschiedene Reize erzielten tropistischen Bewegungen in gleicher Weise, d. h. durch die Krümmung eines Organes ausgeführt".

Eine eingehende Analyse des Formbildungsproblems hätte sich nun mit diesen inneren zu Formveränderungen führenden Vorgängen zu beschäftigen. Diese letzte kausale Erfassung des Problems, das zum Teil auf kolloid-chemischem Gebiete liegt, ist ja allerdings in neuerer Zeit für die pflanzliche Organismenwelt in Angriff genommen worden. Hatten schon Bonnet[2]) und Sachs[3]) vorahnend von „formbildenden Substanzen" gesprochen, die im Organismus eine sehr wichtige Rolle spielen müssen, so tritt nun für die Frage der Organbildung- und Beeinflussung die Hormontheorie immer mehr in den Vordergrund[4]). Uns lag aber vor allem einmal daran, gewisse Wechselbeziehungen unseres Versuchsobjektes zu seiner Umgebung vom morphologischen bzw. morphogenetischen Standpunkte aus festzustellen.

Inhaltsübersicht.

1) Planzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II. Leipzig 1904.

2) Bonnet, C., Traité d'insectologie. II. partie. Paris 1745. Zitiert nach T. H. Morgan in „Regeneration", übersetzt von M. Moszkowski. Leipzig 1907, p. 45.

3) Sachs, Stoff und Form d. Pflanzenorgane. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1880, Bd. II. — Ges. Abh. über Pflanzenphysiol. Leipzig 1892, Bd. II, p. 1159.

4) Vgl. Tschirch, A., Besitzt die Pflanze Hormone? Vierteljahrsschr. d. Natf. Ges. Zürich 1921, Heft 1 u. 2.

Zur Entwicklungsgeschichte und Biologie der Acanthaceen.

Von **Albert Hartmann.**

Mit 1 Tafel.

Über die große Familie der Acanthaceen, die mehr als 2000 Vertreter umfaßt, finden sich in der Literatur wenig Angaben. Was zunächst die Entwicklungsgeschichte der Blüte anlangt, so gibt Payer eine Schilderung von Acanthus mollis; von da ab hat sich niemand mehr mit diesem Gegenstand befaßt. Planchon versuchte eine Entwicklungsgeschichte des Samens der Acanthaceen zu geben. Über die Morphologie des Fruchtknotens und der Samenanlage, der Frucht und des Samens hat van Tieghem einiges veröffentlicht, Schaffnit hat über die Anatomie der Acanthaceen-Samen gearbeitet. Für die Samenentwicklung ergeben sich aus diesen Arbeiten wenig wertvolle Aufschlüsse. Hofmeister hat sich zweimal mit der Untersuchung eines Vertreters aus der Familie beschäftigt, nämlich Acanthus spinosus und A. mollis. Über Bestäubungsverhältnisse in kleistogamen Blüten finden sich spärliche Angaben in Arbeiten von Burck, Ritzerow und Scott. Was über die Bestäubungsverhältnisse an chasmogamen Blüten bekannt ist, hat Goebel in den Entfaltungsbewegungen kritisch betrachtet und ergänzt. Die Symmetrieverhältnisse haben eine eingehendere Behandlung erfahren durch Arbeiten von Goebel, Wichura und anderen, die sich in erster Linie mit der Anisophyllie beschäftigten.

Es soll nun Aufgabe der vorliegenden Arbeit sein, die vorhandenen Angaben nachzuprüfen und die Kenntnis der Blütenentwicklung, der Bestäubungsverhältnisse und der Samenentwicklung zu erweitern, soweit dies an Hand von Gewächshausmaterial möglich ist, da die Familie bis auf vereinzelte, mediterrane Arten tropisch ist. Ich beginne mit der Schilderung der Blütenentwicklung und setze an den Anfang diejenigen Formen, die in bezug auf die Zahl der Blütenorgane am besten ausgestattet sind.

1. **Crossandra undulaefolia** (Fig. 1).

Der Blütenstand dieser Art ist sehr einfach. Die Blüten sitzen in den Achseln der dekussierten Deckblätter. Jede Blüte ist begleitet von zwei Vorblättern, die vor der Kelchanlage auffallende Größenunterschiede aufweisen. Diese Differenzen sind nicht auf ungleichzeitige Anlage zurückzuführen, an ausgewachsenen Blüten sind sie nicht mehr festzustellen.

Im Kelchblattkreis kommen sechs Glieder zur Anlage. Im ausgewachsenen Zustand scheint zwar auf der adaxialen Seite nur ein Kelchblatt zu stehen, aber es lassen sich daran häufig zwei Zipfel unterscheiden und außerdem wird dieses Blatt stets von zwei Gefäßbündeln durchzogen. Zuerst erscheint das Paar der abaxialen, dann das der adaxialen Kelchblätter. Jedes Anlagenpaar beginnt sich bald auf der gemeinsamen Basis zu erheben. Zuletzt erscheinen die lateralen Kelchblätter. An der ausgewachsenen Blüte sind nur mehr unbedeutende Größenunterschiede festzustellen. Der Umstand, daß das sonst meist in Einzahl zur Anlage kommende, adaxiale Kelchblatt durch zwei Primordien ersetzt wird, ist verständlich, wenn man sich die Größe des diesem Primordium zugehörigen Sektors am Vegetationspunkt vor Augen hält. Die untergeordnete Bedeutung dieses Umstands für den Gesamtaufbau der Blüte erhellt daraus, daß der Blumenblattkreis fünfgliedrig zur Anlage kommt. Die unteren drei Kronblätter treten gegenüber den oberen bald in gesteigertes Wachstum ein, so daß eine ausgesprochen dorsiventrale Blüte resultiert. Eine eigentliche Oberlippe fehlt. Denn die zwei adaxialen Blumenblätter erscheinen nur als seitliche Ausbuchtungen der Unterlippe. Alternierend mit den fünf Kronblättern erscheinen fünf Staubblätter, davon vier gleichzeitig, nach ihnen das fünfte, adaxiale. Das letztere wächst nur ganz kurze Zeit mit und wird bald so unauffällig, daß es in der ausgebildeten Blüte nicht mehr aufzufinden ist. Von den zwei Fruchtblättern ist schon frühzeitig das abaxiale gefördert. Der untere Narbenlappen ist demzufolge größer.

2. **Eranthemum albo-maculatum** (Fig. 2).

Der Blütenstand entspricht dem von Crossandra. Die Kelchkreisanlage vollzieht sich so, daß ohne wahrnehmbares Zeitintervall zwei abaxiale und zwei adaxiale Kelchblätter auftreten. Jedes Blattpaar beginnt bald auf der gemeinsamen Basis emporgehoben zu werden, d. h. vordere und hintere Kelchblätter sind im ausgebildeten Zustand verwachsen. Zuletzt erscheinen die lateralen Kelchblätter. Wir haben also auch hier sechs Kelchblätter, jedoch bildet diese Art schon einen

Übergang zu den folgenden, weil die „Spaltung“ dadurch mehr verwischt ist, daß die zwei Anlagen schon frühzeitig gemeinsam wachsen. Der Blumenblattkreis wird fünfgliedrig angelegt. Die Wachstumsförderung liegt auch hier auf der abaxialen Seite, ist aber so unbedeutend, daß die ausgebildete Blüte kaum als zweilippig bezeichnet werden kann. Auch das Androezeum kommt fünfgliedrig zur Anlage. Vier Staubblätter erscheinen gleichzeitig, danach das fünfte auf der adaxialen Seite, es wächst etwas heran, bleibt aber bald so zurück, daß in der fertigen Blüte nichts mehr davon zu sehen ist. Der Fruchtblattkreis bietet nichts besonderes.

3. **Eranthemum Lindeni** (Fig. 3).

Der Blütenstand ist wie bei der vorhergehenden Art. Der Kelchblattkreis kommt fünfgliedrig zur Anlage. Zwar ist das adaxiale Kelchblatt viel größer als die anderen und sitzt auch an der ausgebildeten Blüte mit breiterer Basis auf, aber es zeigt keine Spaltung mehr in zwei Primordien. Das adaxiale und die zwei abaxialen Kelchblätter werden gleichzeitig oder höchstens mit einem ganz geringen Zeitintervall sichtbar. Erheblich nachher entstehen die lateralen Kelchblätter. Dann wird der Vegetationspunkt fünfeckig und gliedert gleichzeitig fünf Blumenblattanlagen aus. Eine wenig ausgesprochene Wachstumsförderung auf der Unterseite macht die Blüte schwach zweilippig. Das Androezeum wird ebenfalls fünfgliedrig angelegt. Das adaxiale Staubblatt hinkt zeitlich nach, bleibt kurze Zeit sichtbar und verkümmert dann.

4. **Eranthemum tuberculatum.**

Die Blüten sitzen in den Achseln von Blättern, die durch lange Internodien getrennt sind. Zwei auf gleicher Höhe stehende Blüten, also solche, die in den Achseln der zwei Blätter des einen Knoten bildenden Blattpaares sitzen, befinden sich nie auf gleicher Entwicklungshöhe. Die Blüten sind innerhalb zweier Orthostichen gefördert und auf zwei dazu rechtwinklig gekreuzten Orthostichen gemindert im Zusammenhang mit den bei den Acanthaceen vorhandenen Symmetrieverhältnissen (Goebel). Die Anlage des Kelchs scheint nichts besonderes zu bieten. Der Blumenblattkreis wird ähnlich angelegt wie bei Er. Lindeni. Im Staubblattkreis fehlt jegliche Anlage eines fünften, adaxialen Staubblattes. Die vier zur Anlage kommenden erscheinen nicht gleichzeitig. Die hinteren werden später sichtbar als die vorderen, wachsen nur wenig heran und treten bald so wenig mehr hervor, daß sie in der ausgebildeten Blüte nicht mehr aufzufinden sind. Es zeigt

ch also, daß die schon öfter festgestellte Minderung im adaxialen Teil
es Staubblattkreises auch die bei den beiden anderen untersuchten
rten der Gattung noch vorhandenen zwei Staubblätter der Hinterseite
griffen hat.

5. Aphelandra aurantiaca (Fig. 4).

Die Infloreszenz ist eine Ähre mit streng dekussierter Stellung
er Deckblätter.

Im Kelchblattkreis werden die abaxialen zwei Primordien vor den
nderen sichtbar, es folgt das adaxiale Kelchblatt, und zum Schluß er-
heinen die zwei lateralen. Das adaxiale Kelchblatt nimmt am Vege-
tionspunkt fast ebensoviel Raum ein wie die anfänglich in der Ent-
icklung ganz bedeutend geförderten abaxialen Blätter. Von diesen
t wiederum häufig, jedoch nicht immer, eines etwas größer. Größen-
nterschiede sind auch regelmäßig an den zwei Blütenvorblättern wahr-
nehmen. Alle diese Differenzen gleichen sich im Laufe der Ent-
icklung aus, nur die Tatsache, daß das adaxiale Kelchblatt mit viel
reiterer Basis ansitzt, ist auch im fertigen Zustand noch ersichtlich.
ie fünf Anlagen des Blumenblattkreises werden gleichzeitig sichtbar.
Vachstumsförderung auf der abaxialen Seite bewirkt das Zustande-
ommen einer ausgesprochen zweilippigen Blüte. Im Staubblattkreis
erkümmert das adaxiale Glied. Es erscheint mit den vier anderen
taubblattanlagen, wächst mit diesen eine Zeitlang heran, bleibt aber dann
n Wachstum zurück. Der Fruchtblattkreis ist im abaxialen Teil
efördert.

6. Hemigraphis colorata (Fig. 7).

Der Blütenstand ist eine Ähre. Die Blüten sitzen in den Achseln
ekussiert stehender Blätter; häufig finden sich in einer Achsel zwei
lüten, die unabhängig voneinander entstehen. Die Symmetrieverhält-
isse sprechen sich darin aus, daß von den in den Achseln eines Blatt-
aares sitzenden Blüten eine in der Entwicklung vorauseilt. Die ge-
inderte Blüte verkümmert bisweilen. Im Kelchblattkreis erscheint
as adaxiale Blatt vor den anderen und ist an der erwachsenen Blüte
as größte. Von den übrigen vier Kelchblättern werden die lateralen
urz vor den abaxialen sichtbar. Alternierend mit den Kelchblättern
rscheinen gleichzeitig fünf Kronblätter. Im Laufe der Entwicklung
ildet sich durch Wachstumsförderung auf der Unterseite eine schwach
ngedeutete Zweilippigkeit heraus. Gleichzeitig erscheinen fünf Staub-
lätter, die nur kurze Zeit gemeinsam heranwachsen; bald bleibt das
daxiale auffallend zurück und ist in der fertigen Blüte nicht mehr auf-

zufinden. Von den übrigen vier Staubblättern werden die unteren, vor deren größer. Sie sind in der geöffneten Blüte wie die kleineren zwe Staubblätter der Oberlippe genähert.

7. **Ruellia** (Fig. 5).

Von dieser Gattung wurden entwicklungsgeschichtlich untersucht R. formosa, ventricosa, Blumii, Herbstii, strepens, tuberosa und rosea In den Grundzügen ist die Entwicklungsgeschichte eine einheitliche Äußerlich auffallende Differenzen zeigen sich bei einer Betrachtung de Teilblütenstände. Solche findet man bei R. formosa, ventricosa, Blumi und rosea. Sie stehen in den Achseln der dekussierten Blätter, un zwar ist immer einer bedeutend in der Entwicklung voraus. Die ge förderten Teilblütenstände finden sich an den Stellen, die in der vege tativen Region durch geförderte Seitensprosse ausgezeichnet sind. S fand ich in den Achseln eines Blattpaares einen vegetativen un einen Blütensproß. Daraus kann geschlossen werden, daß die ver schiedene Stoffverteilung nicht von Anfang an vorhanden ist, sonder erst ziemlich spät einsetzt, eine Vermutung, die auch die Beobachtun der Vegetationspunkte bestätigt, wo die Anlagen gleichzeitig erscheinen Die Teilblütenstände sind langgestielt und tragen kleine dekussiert Deckblättchen, in deren Achseln Blüten mit zwei auf jungen Stadie ungleich großen Vorblättern sitzen. Die Vorblätter können in ihre Achseln wiederum Blüten tragen, und zwar trägt das geförderte Blat auch die geförderte Blüte. Man findet also innerhalb der Teilblüten stände dichasiale Verzweigung. Bei den übrigen untersuchten Ruellie sitzen die Blüten in den Achseln der Laubblätter. Zusammenhäng mit der Gesamtsymmetrie zeigen sich insofern, als die geförderte Blüten innerhalb zweier rechtwinklig gekreuzter Orthostichen auftreten ebenso wie die geminderten.

In allen Fällen erscheint das adaxiale Kelchblatt zuerst, dan zeigen sich die lateralen, zum Schluß die abaxialen Kelchblätter. Überal erscheinen gleichzeitig fünf Kronblätter. Erst relativ spät setzt be einigen Arten eine größere (R. formosa, strepens), bei anderen ein kleinere Förderung im abaxialen Teil der Blumenkrone ein, und dem entsprechend resultieren mehr oder minder zweilippige Blüten. Imme vorhanden ist eine durch gemeinsames Wachsen der Insertionszon bedingte Kronröhre. Im Staubblattkreis treten bei allen Formen gleich zeitig fünf Anlagen in Erscheinung, aber das adaxiale Staubblatt ve kümmert überall. Differenzen zeigen sich dabei nur insofern, als e bei R. Herbstii kurz vor der Anthese als Staminodium von $^1/_2$ m

inge wahrzunehmen ist, ähnlich wie bei R. strepens, was bei den
deren Arten nicht der Fall ist. Überall gemeinsam ist auch der
mstand, daß die vier fertilen Staubblätter nicht gleichgroß sind, sondern
ß die abaxialen im Lauf der Entwicklung größer werden. Von den
vei Fruchtblättern ist das abaxiale das größere. Der größere Narben-
ppen liegt auf der Unterseite.

8. **Asteracantha longifolia** (Fig. 9, 11, 14).

Der Blütenstand ist axillär und dichasial verzweigt. Seine Reich-
ütigkeit kommt dadurch zustande, daß die Blüten immer wieder fertile
orblätter haben. Die eine Hälfte des Blütenstandes ist immer der
ıderen gegenüber in der Entwicklung voraus, eine Tatsache, die schon
ıs der Größe und dem Umfang dieser Hälfte konstatiert werden kann,
e aber auch daraus ersichtlich ist, daß die Verzweigung auf der ge-
rderten Seite schon viel weiter gediehen ist. Die geförderten Hälften
ər Blütenstände stehen immer innerhalb zweier rechtwinklig gekreuzter
rthostichen. Auch die Teilblütenstände weisen Größenunterschiede
ıf, derart, daß ein Deckblatt meist zwei verschieden große Vor-
ätter trägt. Diese sind in der Regel wieder fertil, und zwar ist auf
ər Seite des größeren Vorblattes auch die Verzweigung im angedeuteten
inn schon viel weiter gediehen als auf der anderen Seite. Immer
ndet sich aber der Größenunterschied zwischen den Vorblättern nicht;
hlt er, dann sind die zwei in ihren Achseln stehenden Blüten ebenfalls
leichgroß. Die Mittelblüte des ersten und zweiten Dichasiums verkümmert
gelmäßig zu einem Dorn (Lindau). An diesem treten Blattanlagen
ı wechselnder Zahl auf, die als Kelchblattanlagen zu deuten sind.
ədoch fand ich nie mehr als drei. Regelmäßig vorhanden ist mindestens
ine Blattanlage auf der adaxialen Seite. Vom dritten Dichasium im
lütenstand ab ist dann die Mittelblüte immer kräftig entwickelt und
eit voraus im Vergleich zu den in den Achseln ihrer Vorblätter
ehenden Blüten.

Aus dem Umstand, daß am Dorn, wenn nur ein Blattrest vor-
anden ist, dieser auf der adaxialen Seite sich befindet, ist schon zu
chließen, daß im Kelchblattkreis das adaxiale Glied zuerst zur Anlage
ommt. Dies bestätigt die Entwicklungsgeschichte. Rasch hinter-
inander folgen dann das laterale und das abaxiale Paar. Aber alle
ifferenzen werden beim Heranwachsen ausgeglichen bis auf den Um-
tand, daß das adaxiale Kelchblatt dadurch, daß es mit breiterer Basis
ls die anderen inseriert ist, auch breiter entwickelt ist. Alternierend
ıit den Kelchblättern erscheinen gleichzeitig fünf Anlagen. Durch ge-

meinsames Wachstum der Insertionszone entsteht eine Kronröhre. Förderung der abaxialen Seite führt zur Zweilippigkeit der Blüte. Im Staubblattkreis kommen fünf Glieder zur Anlage, vier davon gleichzeitig, eines, und zwar das adaxiale, verspätet. Das letztere wächst anfänglich ziemlich langsam, stellt nach einiger Zeit auch dieses Wachstum ein und wird dadurch so unauffällig, daß in der fertigen Blüte nichts mehr davon wahrzunehmen ist. Die anderen vier Staubblätter treten zwar gleichzeitig in Erscheinung, aber später machen sich Größenunterschiede bemerkbar, so daß die abaxialen längere Filamente und größere Antheren haben.

9. **Sanchezia nobilis** (Fig. 6, 13).

Der Blütenstand findet sich terminal oder axillär und ist als einseitswendig zu bezeichnen. Innerhalb des Blütenstandes ist die Verzweigung deutlich dichasial. Aber die Teilblütenstände stehen nur in den Achseln der Deckblätter auf den geförderten Orthostichen. In einem Dichasium sind die beiden Seitenblüten nie gleichweit entwickelt, sondern eine eilt ungewöhnlich rasch voraus, obwohl die Anlagen nicht zeitlich getrennt erscheinen. Was in der Achsel eines Deckblattes steht, ist genetisch nicht zusammengehörig, sondern es sind mehrere Blüten, die unabhängig voneinander entstehen und in deren Vorblättern sich die Seitenblüten finden. Eine Art Übergang zu diesem Verhalten des Blütenstands kann in Asteracantha longifolia oder auch in Ruellia formosa gesehen werden, weil hier die auf geförderten Seiten stehenden Blüten weit vorauseilen und sich so oft ein sehr bedeutender Unterschied zwischen zwei in den Achseln eines Blattpaares stehenden Blüten oder Teilblütenständen herausbildet. Denkt man sich die geminderten Sprosse völlig unterdrückt, dann liegen die Verhältnisse von Sanchezia vor. Überhaupt ist eine gleichmäßige Entwicklung der Seitensprosse in der Blütenregion fast nirgends zu bemerken, ebenso wie ja auch an den vegetativen Sprossen in den meisten Fällen Größenunterschiede zwischen den in den Achseln eines Blattpaares befindlichen festzustellen sind. Und da, wo die Blütenvorblätter keine Sprosse in den Achseln tragen, sind sie immer deutlich ungleich groß, wenn sich auch dieser Unterschied bei zunehmendem Wachstum verwischt.

Der Kelch wird nicht gleich vollständig angelegt. Als erstes Glied erscheint das adaxiale Kelchblatt, dann folgen die zwei abaxialen und zuletzt die lateralen. Überhaupt zeigen die Kelchblätter immer auch bei den übrigen Formen zeitliche Differenzen im Auftreten, die aber innerhalb der Familie nicht einheitlich sind. Diese zeitlichen Ver-

schiedenheiten haben zunächst natürlich auch erhebliche Größenunterschiede zur Folge, die aber beim Heranwachsen sich weitgehend verwischen. Im Blumenblattkreis zeigt sich gegenüber diesen Unregelmäßigkeiten weitgehende zeitliche Übereinstimmung beim Erscheinen. Hier treten dann später erhebliche Größenunterschiede infolge ungleichen Wachstums auf, ist doch die Mehrzahl der Blüten dorsiventral.

Die fünf Blumenblattanlagen erscheinen zu gleicher Zeit und bilden bald zusammen eine Kronröhre. Eine Zweilippigkeit kommt später nicht zur Ausbildung, da Ober- und Unterseite der Blüte bis zur Entfaltung gleichmäßig wachsen. Im Staubblattkreis findet man an der geöffneten Blüte zwei Staubblätter und zwei Staminodien. Lindau gibt an, daß bei der Gattung Sanchezia nicht selten ein drittes Staminodium vorkomme. Das ist leicht erklärlich; denn das fünfte adaxiale Staubblatt wird auch angelegt.

10. Strobilanthes Dyerianus.

Die Symmetrieverhältnisse treten hier in der Ausbildung der Blätter hervor. Von jedem Blattpaar ist ein Blatt größer; die geförderten Blätter stehen in zwei Orthostichen übereinander, ebenso die geminderten (Goebel). Das größere Blatt trägt auch den größeren Achselsproß. Zur Blütezeit sind das lauter Teilblütenstände. Die Vorblätter der Blüten bleiben auffallend zurück. Das abaxiale Kelchblattpaar tritt zuerst in Erscheinung. Im ausgebildeten Zustand ist aber das adaxiale Blatt das größte, ein Beweis dafür, daß die Förderung während des Heranwachsens umschlägt. Man sieht zu einer Zeit, wo die Staubblätter anfangen sichtbar zu werden, an der Stelle des adaxialen Kelchblattes nur einen queren, unbedeutenden Wulst. Erst relativ spät beginnt hier das adaxiale Kelchblatt zu wachsen, holt die übrigen Glieder der äußeren Blütenhülle ein und wird größer als diese. Fünf Blumenblattanlagen erscheinen gleichzeitig. Von den Staubblättern treten zunächst vier in Erscheinung. Sehr verspätet zeigt sich auf der adaxialen Seite das fünfte. Es wächst nur kurze Zeit mit und ist in der fertigen Blüte nicht mehr aufzufinden. Von den vier fertilen Staubblättern werden die zwei abaxialen im Lauf der Entwicklung größer. Im Fruchtblattkreis ist die abaxiale Seite gefördert. Der hier zur Entwicklung kommende Narbenlappen ist der größere. Beachtenswert ist die Resupination.

11. Strobilanthes glabratus.

Die Entwicklungsgeschichte schließt sich an die der Ruellien an. Die Blüten treten in den Achseln der Laubblätter einzeln auf. Die

Resupination fehlt. Das adaxiale Kelchblatt übertrifft auf frühen Entwicklungszuständen die anderen erheblich an Größe. Es ist anzunehmen, daß es auch zuerst zur Anlage kommt. Hernach folgen die zwei lateralen und dann die zwei abaxialen Kelchblätter ohne großen Zeitunterschied. Im Blumenblattkreis erscheinen gleichzeitig fünf Anlagen, von denen die unteren drei später im Wachstum gefördert werden, so daß eine zweilippige Blüte entsteht. Dann erscheinen die Staubblätter. Von den fünf angelegten werden nur vier zu fertilen. Das fünfte, adaxiale, das auch beim Erscheinen nachhinkt, verkümmert bald. Innerhalb der vier fertilen Staubblätter bildet sich eine Größendifferenz durch nachträgliches, verschieden starkes Wachstum aus, derart, daß die vorderen, abaxialen, größer sind.

12. Strobilanthes glomeratus.

Die Blüten treten einzeln in den Achseln der Blätter auf den geförderten Orthostichen auf. Sie stehen nie terminal und sind wie gewöhnlich von zwei Vorblättern begleitet. Bemerkenswert ist die Resupination. Das adaxiale Kelchblatt ist im ausgebildeten Zustand das kleinste, aber die Verspätung im Erscheinen ist bei weitem nicht so ausgesprochen wie bei Str. Dyerianus. Das adaxiale Kelchblatt erscheint nämlich als letztes Glied der äußeren Blütenhülle. Daß innerhalb der übrigen vier Kelchblätter beim Erscheinen Differenzen vorhanden sind, will ich nicht völlig in Abrede stellen, aber ich konnte davon nichts einwandfrei bemerken. Fünf Blumenblattanlagen treten gleichzeitig in Erscheinung. Aber schon vor dem Auftreten der Staubblätter ist Ober- und Unterseite der Blüte auseinander zu kennen, weil frühe auf der Unterseite gesteigertes Wachstum einsetzt. Eine zeitliche Verschiedenheit beim Auftreten der fertilen vier Staubblätter konnte ich nicht bemerken, wohl aber ein Zurückbleiben des fünften adaxialen, sowohl beim Erscheinen als auch später im Wachstum. Es verkümmert denn auch bald. Der Fruchtblattkreis ist im abaxialen Teil gefördert. Hier ist der Narbenlappen entwickelt, während er auf der Oberseite mit bloßem Auge kaum sichtbar ist.

13. Thunbergia erecta.

Ein Blütenstand fehlt. Die plagiotropen Sprosse, bei denen die dekussierte Blattstellung durch Internodiendrehung eine zweizeilige geworden ist, haben bald oben, bald unten in einer Blattachsel eine Blüte. Die oben befindlichen stellen sich in die Horizontale ein und resupinieren, die unteren stellen sich nur horizontal. Der Kelch wird erst sichtbar,

wenn auch die Fruchtblätter schon vollständig angelegt sind. Die Blüten stehen in den Achseln ihrer Deckblätter auf einem langen Stiel, der zwischen Deckblatt und Vorblätter eingeschaltet ist. Der Wulst, der dem Kelchblattkreis entspricht und deutlich erst nach vollendeter Organanlegung sichtbar ist, beginnt dann an seinem oberen Rand in Lappen auszuwachsen ohne erkennbare Beziehung zu dem allgemeinen Aufbau der Blüte. Die Funktion des Kelchs übernimmt das Paar der Vorblätter; sie wachsen ganz besonders kräftig heran, die trennende Sutur zwischen ihnen geht eine Zeitlang verloren, obschon die Vorblätter ganz normal voneinander getrennt zur Anlage kommen, dann kurze Zeit verschieden rasch wachsen, so daß sie ungleich groß sind, ein Unterschied, der später wieder völlig ausgeglichen wird. Von den in den Achseln eines Blattpaares sitzenden Blüten ist eine immer deutlich gefördert entsprechend den allgemein verbreiteten Symmetrieverhältnissen. Die fünf Anlagen des Blumenblattkreises erscheinen gleichzeitig. Die Dorsiventralität kommt durch gesteigertes Wachstum der unteren drei Kronblätter zustande. Im Staubblattkreis kommen fünf Glieder zur Anlage, vier davon gleichzeitig; aus ihnen werden vier fertile Staubblätter; das fünfte adaxiale verkümmert. Nach Angaben Lindaus tritt hin und wieder an seiner Stelle ein Staminodium auf. Im Fruchtblattkreis wird beim Heranwachsen die untere, abaxiale Seite gefördert.

14. **Thunbergia mysorensis** (Fig. 11).

Der Blütenstand hat sein eigentümliches Gepräge dem Umstand zu verdanken, daß in den Achseln der dekussierten Blätter eine ganze Reihe von Blütenknospen steht, so daß in einer Blattachsel sowohl auf den geförderten, wie auf den geminderten Orthostichen 4, 5, 6 und mehr Blüten, die unabhängig voneinander entstehen, zu finden sind. Der Kelch beginnt sich erst zu differenzieren, wenn alles in der Blüte vollständig angelegt ist. Dann zeigt sich der Kelch als Wulst unterhalb der Blumenblätter, der an der ausgebildeten Blüte ganz basal als eine mit vielen Ein- und Ausbuchtungen versehene Gewebepartie erscheint. Die Blütenvorblätter, die eine Zeitlang während des Heranwachsens Größenunterschiede aufweisen, legen sich ganz fest um die junge Blütenknospe und hüllen sie weit geschlossener als ein Kelch ein. Nach den Verhältnissen bei Th. reticulata zu urteilen, bleiben sie auch nach der Befruchtung und während des Heranwachsens der Frucht erhalten und schließen diese ein. Der Teil der Blütenanlage, der unterhalb der Vorblätter liegt, beginnt sich sehr früh zu strecken und liefert

so einen Blütenstiel. Die Kronblätter treten gleichzeitig in Fünfzahl in Erscheinung und wachsen so gleichmäßig, daß eine fast unmerklich zweilippige Blüte entsteht. Die Anlage der Blumenblätter äußert sich zunächst in einer verwischt fünfeckigen Gestalt des Vegetationspunktes, aus der dadurch gebildeten Plattform heben sich Staub- und Fruchtblattkreis heraus, und dann beginnen auch die die Kronblattprimordien darstellenden Ecken nach oben zu Höckern auszuwachsen, wobei das abaxiale den Anfang macht.

15. Blechum Brownii.

An einem großen Teil der Blütensprosse tritt die Erscheinung auf, daß nach Ausgliederung einer Infloreszenz der Vegetationspunkt unter Bildung einiger Laubblätter weiterwächst und dann wieder zur Ausgliederung einer Infloreszenz übergeht. Die Internodien derselben strecken sich noch nachträglich stark in die Länge, die Deck- und Hochblätter wachsen nach dem Abblühen heran und dienen der Assimilation, jedoch erreichen sie nicht die Größe gewöhnlicher Laubblätter. Die Symmetrieverhältnisse treten auffallend hervor, da immer eines von zwei Blättern einen bedeutend geförderten Achselsproß trägt. Diese Differenz ist im Blütenstand verdeckt. Die Infloreszenz entspricht völlig der von Crossandra, nur finden sich noch Beisprosse in Ein- oder Zweizahl bei einer Blüte. Im Kelchblattkreis ist vor der Anlage der Kronblätter das adaxiale Blatt am kleinsten, die zwei abaxialen sind größer als die zwei lateralen. Diese Differenzen scheinen erst im Laufe der Entwicklung deutlich zu werden; wenigstens gelang es mir nie, ein Stadium zu finden, in dem nur ein Teil der äußeren Blütenhülle angelegt war. Die fünf Anlagen des Blumenblattkreises erscheinen zu gleicher Zeit, das Wachstum ist einheitlich und normal, es unterbleibt aber bei allen hier in den Warmhäusern blühenden Pflanzen die Öffnung der Blüte. Im Staubblattkreis ist das abaxiale Paar der vier fertilen Staubblätter gefördert. Das kommt durch verschieden starkes Wachstum gleichzeitig erscheinender Anlagen zustande. Verspätet tritt im Staubblattkreis noch eine Anlage auf der adaxialen Seite auf, von der aber in der ausgebildeten Blüte nichts mehr wahrzunehmen ist.

16. Barleria strigosa.

Der Blütenstand ist in Goebels Entfaltungsbewegungen besprochen. Der Kelchblattkreis ist im adaxialen Teil gefördert. Das hier erscheinende Blatt wird vor den anderen sichtbar und bleibt immer etwas größer. Hernach heben sich gleichzeitig die zwei abaxialen Kelch-

blätter ab, die später verwachsen erscheinen. Zuletzt erscheinen gleichzeitig die beiden lateralen Kelchblätter. Fünf Anlagen erscheinen gleichzeitig im Blumenblattkreis. Jedoch wächst bald das abaxiale Blumenblatt rascher und bildet allein in der geöffneten Blüte die Unterlippe. Die Oberlippe wird dargestellt durch die vier anderen Kronblätter, ein Fall, der sein Gegenstück darin findet, daß bei Crossandra eine eigentliche Oberlippe völlig fehlt und die Unterlippe durch die fünf Kronblätter gebildet wird. Im Staubblattkreis kommen fünf Glieder zur Anlage, zwei abaxiale zuerst, sogleich danach zwei laterale und das adaxiale zuletzt. Das abaxiale Paar liefert zwei fertile Staubblätter, das laterale ebenfalls zwei, aber rudimentäre Staubblätter mit kleinen einige Pollenkörner enthaltenden Antheren. Das adaxiale wächst nur ganz langsam zu einem kleinen Staminodium heran.

17. Dipteracanthus Schauerianus (Fig. 16).

In den Blüten finden sich zwei fertile Staubblätter, deren schwarz pigmentierte Antheren ursprünglich vollständig in der Verlängerung der Filamente liegen. In dieser normalen Stellung öffnen sie sich. Der Griffel ist in diesem Stadium noch nicht völlig ausgewachsen. Er streckt sich noch und kurz bevor er die Höhe der Antheren erreicht hat, biegen sich die Filamente zur Seite, so daß die Antheren über den lateralen Blumenblättern liegen. Der Blütenstand ist nur an seiner Basis einfach gebaut. Da finden sich dekussierte Blätter mit Blüten. Nach oben zu stehen immer mehr Deckblätter auf gleicher Höhe. Schließlich zeigt der Vegetationspunkt eines älteren Blütenstandes ellipsoidische Gestalt und ist an seiner Peripherie mit einer Menge von Deckblattanlagen besetzt, die alle auf gleicher Höhe stehen. In den Lücken unter diesen stehen dann die Glieder des nächstunteren Kranzes von Anlagen usw. Im Kelchblattkreis eilt das adaxiale Glied in der Entwicklung weit voraus. Dann erscheinen zusammen die zwei abaxialen Kelchblätter. Zuletzt heben sich die lateralen Kelchblätter vom Vegetationspunkt ab. Im Blumenblattkreis ist die abaxiale Seite gefördert, aber die Anlagen erscheinen gleichzeitig. Im Staubblattkreis kommen vier Glieder zur Anlage, von denen nur zwei zu fertilen heranwachsen. Die zwei adaxialen Anlagen sind lange Zeit sichtbar und sind auch häufig in der geöffneten Blüte als zwei kleine Staminodien zu erkennen. Gewöhnlich sind an den fertilen Staubblättern nur zwei Pollensäcke entwickelt. Es ist nun interessant, daß die zwei verkümmernden Pollensäcke der oberen Antherenhälfte zugehören, daß also die Reduktion im adaxialen Teil des Androezeums auch die fertilen Staubblätter zum Teil ergreift.

15*

18. Acanthus mollis.

Die Untersuchung dieser Art wurde mir ermöglicht durch die Güte des Herrn Professor Renner, dem ich für die Übermittlung des Materials hier bestens danke.

Über A. mollis finden sich einige Angaben in der Literatur, darunter eine Untersuchung der Blütenentwicklung von Payer. Er berichtet, daß im Kelchblattkreis das adaxiale Glied zuerst erscheine, dann die zwei abaxialen, die später an der ausgebildeten Blüte ein Blatt darstellen, zum Schluß die zwei lateralen. Der Blumenblattkreis werde im adaxialen Teil erst nach den Staubblättern deutlich sichtbar. Im Staubblattkreis würden fünf Glieder angelegt, von denen sich nur vier weiterentwickelten.

Ich fand, daß vom Kelchblattkreis das adaxiale Blatt als erstes erscheint, und zwar nicht als Höcker, sondern als ein die ganze Hinterseite der Blüte einnehmender Wulst. Hernach heben sich die zwei abaxialen Blätter ab, die aber bald dadurch zu einem einzigen werden, daß die gemeinsame Insertionszone zu wachsen beginnt. Zuletzt erscheinen die zwei lateralen Kelchblätter. Im ausgebildeten Zustand ist das weitaus größte Kelchblatt das der adaxialen Seite, dann folgt das aus zweien zusammengesetzte abaxiale, die kleinsten sind die lateralen, die nicht annähernd die Größe der anderen Kelchblätter erreichen. Dann erscheinen zusammen die abaxialen drei Kronblätter, die später zur Unterlippe werden. Schließlich heben sich rasch nacheinander das abaxiale und dann das adaxiale Paar Staubblätter heraus, auch die beiden Fruchtblätter werden sichtbar, und dann erst erscheinen die zwei adaxialen Kronblätter als gesonderte Anlagen, d. h. sie stellen einen Auswuchs an den zwei lateralen Kronblättern vor, der sich im ausgebildeten Zustand als ein Lappen an jedem dieser Kronblätter zeigt. Von einem fünften Staubblatt konnte ich nicht eine Spur entdecken, ich glaube, daß Payer das Opfer einer Täuschung geworden ist, um so mehr, als er in der Erklärung seiner Abbildungen Vorder- und Rückseite der Blüte verwechselt.

19. Acanthus longifolius (Fig. 12).

In dem ährigen Blütenstand sind auf frühen Entwicklungszuständen Differenzen zwischen geförderten und geminderten Orthostichen der Gesamtsymmetrie zu erkennen, die bis zur Blütezeit völlig verwischt werden. Das adaxiale Kelchblatt erscheint zuerst und bleibt, weil es die ganze Blütenrückseite einnimmt, immer das größte. Es folgen die bald auf gemeinsamer Basis sich erhebenden abaxialen Kelchblätter,

die im ausgebildeten Zustand als ein unteres, zweizipfliges Kelchblatt mit zwei Gefäßbündeln in Erscheinung treten. Als letzte Teile der äußeren Blütenhülle treten die später so kleinen, lateralen Kelchblätter auf. Nun differenzieren sich die später zur Unterlippe verwachsenen drei abaxialen Kronblätter und erheben sich bald auf gemeinsamer Basis. Die zwei adaxialen Blumenblätter, die im ausgebildeten Zustand nur ganz undeutlich als Ausbuchtungen der lateralen Kronblätter erkennbar sind, treten erst nach den Staubblättern sichtbar hervor. Diese erscheinen zwar nicht deutlich zeitlich getrennt, aber da auch an den jüngsten Stadien, die ich untersuchte, immer die abaxialen Staubblätter größer waren, nehme ich an, daß sie auch zuerst zur Anlage kommen. Zuletzt zeigen sich die aus dem Rest des Vegetationspunktes hervorgehenden zwei Fruchtblätter. Dadurch, daß die hinteren Staubblätter größer sind, erscheint der Fruchtknoten in der Blüte nach vorne gedrängt. Auffallend ist, daß die hinteren Staubblätter anscheinend in den Lücken der Kelchblätter stehen, während doch die vorderen eine völlig regelmäßige Stellung innehaben. Das erklärt sich daraus, daß das hintere Kelchblatt so mächtig entwickelt ist. Dadurch werden die adaxialen Kronblätter zunächst unterdrückt und die zeitlich vor ihnen zur Anlage kommenden Staubblätter entstehen an Stellen, an denen der Zustrom von Baustoffen am größten ist, d. h. zwischen den letztentwickelten Anlagen. Dadurch erscheinen sie etwas nach hinten verschoben.

20. **Acanthus montanus** (Fig. 15).

Die Entwicklungsgeschichte schließt sich an die von A. mollis und longifolius an. Die Unterschiede sind von so geringfügiger Natur, daß ich es für überflüssig halte, darauf einzugehen.

21. **Schaueria calycotricha** (Fig. 17).

Der Blütenstand ist etwas komplizierter als bei Acanthus dadurch, daß die Vorblätter der Blüten, die in den Achseln dekussierter Blätter stehen, wiederum in ihren Achseln Blüten tragen, so daß an Stelle einer Blüte von Acanthus eine Teilinfloreszenz auftritt. Der Blütenstand gewinnt durch Verkürzung der Hauptachse kopfiges Aussehen. Sein eigenartiger Habitus, der Anlaß zum Artnamen gab, ist durch ein langes Auswachsen der Kelchsegmente und Blütenvorblätter bedingt. Was die Reihenfolge in der Anlage der Kelchblätter anlangt, so fand sich ein Stadium, das zwar noch keine nach oben als Höcker hervortretende Anlagen zeigte, bei dem aber eine zeitlich verschiedene Ausbildung der Kelchblätter aus Form und Gestalt des Vegetationspunktes er-

schlossen werden konnte. Aus den Größenverhältnissen der Kelchblätter in wenig älteren Stadien ergibt sich eine damit übereinstimmende Reihenfolge. Aus diesen Tatsachen ergibt sich eine Anlage nach $^2/_5$, so daß das adaxiale Kelchblatt zuletzt erscheint. Dies äußert sich darin, daß es lange Zeit erheblich kleiner bleibt als die übrigen Kelchblätter, wo aber auch die durch zeitliche Differenzen im Hervortreten der Anlagen bedingten Größenunterschiede noch länger zu konstatieren sind. Was die der $^2/_5$-Stellung entsprechende Reihenfolge der Anlagen im Kelchblattkreis anlangt, so ist daraus, daß ich sie bei der Mehrzahl der Arten nicht durch einen objektiven Befund erweisen konnte, nicht zu folgern, daß sie im allgemeinen fehlte. Im Gegenteil, man darf wohl annehmen, daß bei den Formen, wo sich eine Minderung des adaxialen Kelchblattes schon anfänglich erweisen läßt, die Reihenfolge der Organanlegung auch entsprechend der $^2/_5$-Stellung erfolgt, wenn das auch nicht objektiv zu erweisen ist, da immer betont werden muß, daß der Zeitpunkt der Anlegung und der des Sichtbarwerdens der Anlage verschiedene Dinge sind und im Vegetationspunkt eine ganz andere Reihenfolge in der Anlegung statthaben kann, als äußerlich durch das Erscheinen der Anlagen festgestellt werden kann. Sicherlich ist aber die Reihenfolge nach der $^2/_5$-Stellung nicht gültig für die Formen, wo das adaxiale Kelchblatt zuerst, vor allen anderen Kelchblättern, erscheint und lange auch das größte bleibt. Der Blumenblattkreis umfaßt fünf Anlagen, die aber nicht gleichzeitig sichtbar werden. Denn kurze Zeit nach erfolgter Kelchanlage hebt sich der Vegetationspunkt, der schon annähernd fünfeckige Gestalt angenommen hat, zwar von den auf der Unterseite der Blüte gelegenen drei Kelchblättern in scharfer Linie ab, während er vor den anderen zwei abaxialen Sepalen kontinuierlich in den Kelchblattkreis übergeht. Im Staubblattkreis kommt ein fünftes Glied nicht mehr zur Anlage, obwohl der Platz dazu auf der adaxialen Seite offensichtlich vorhanden wäre. Von den vier zur Anlage kommenden Staubblättern wird nur das abaxiale Paar fertil, von den anderen ist zur Blütezeit nichts mehr zu sehen.

22. **Daedalacanthus nervosus** (Fig. 26.)

Die ährigen Teilblütenstände stehen axillär und terminal. Der Aufbau der Blüten im einzelnen ist sehr wechselnd. In der Mehrzahl der Fälle scheinen zwei fertile Staubblätter, zwei Staminodien. fünf Kronblätter und zwei Fruchtblätter aufzutreten. Es fanden sich auch Blüten mit sechs Blumenblättern, drei Staubblättern ohne Staminodium, und zwar standen diese Staubblätter nicht in den Lücken der Kron-

blätter, sondern vor diesen. In einem anderen Fall fand sich eine Pelorie mit sechs Blumen- und sechs Staubblättern. Außerdem traten Blüten mit sechs Kron- und zwei Staubblättern auf, in denen auch nur zwei zur Anlage kommen. Ein andermal war zwar der Blumenblattkreis normal fünfzählig, aber es fanden sich sieben Staubblattanlagen, schließlich zeigte einmal eine Blüte sieben Kronzipfel. Nirgends wies der Kelch anormale Zahlenverhältnisse auf. Er war immer fünfzählig. Die Endblüte des Blütenstandes ist meist anders ausgebildet als die seitlichen Blüten. Sie ist zunächst einmal in der Entwicklung weit voraus, so daß die Staubblätter schon Antheren tragen, wenn die nächstunteren Blüten noch nicht einmal die Staubblätter angelegt haben, ein Gegenstück zu Acanthus, wo wegen Verkümmerung der obersten Blüten nie eine Endblüte zur Ausbildung kommt. Außerdem weist die Endblüte auch immer ein anderes Diagramm auf. Man findet fünf Kelchblätter, fünf gleichzeitig erscheinende Blumenblätter, fünf gleich ausgebildete Staubblätter und drei Fruchtblätter. Das ist ein schönes Beispiel dafür, daß ein gleichmäßiger Zustrom von Baustoffen auch eine gleichheitlichere Ausgestaltung der Organe hervorruft. Zweifellos sind an der Spitze des Blütenstandes in dieser Hinsicht eher allseitig gleichmäßige Verhältnisse gegeben als an den seitlichen Ausgliederungen. Im Kelchblattkreis erscheint zuerst das abaxiale Kelchblatt, dann erscheint das ihm schräg gegenüberliegende, das später lateral gelegen ist. Dann erscheint das andere laterale Kelchblatt, ihm schräg gegenüber das zweite abaxiale und ganz zuletzt das adaxiale Kelchblatt. Kaum sind alle Glieder des Kelchblattkreises angelegt, dann tritt eine deutliche Förderung der beiden abaxialen Kelchblätter ein. In den normalen Blüten treten die Kronblätter zu gleicher Zeit in Fünfzahl in Erscheinung. Durch Wachstum der gemeinsamen Insertionszone kommt eine röhrenförmige, durch schwache Förderung auf der Unterseite eine undeutlich zweilippige Blüte zur Ausbildung. Der Staubblattkreis der oben erwähnten normalen Blüten mit fünfzähliger Koralle zeigt in der Anlage Differenzen, insoferne die später fertil werdenden Staubblätter zuerst zur Anlage kommen.

23. Fittonia Verschaffelti.

Der Blütenstand entspricht in seinem Aufbau dem von Acanthus. Die zwei abaxialen Kelchblätter erscheinen zuerst, aber allem Anschein nach auch nicht gleichzeitig. Dann zeigen sich die lateralen und zuletzt das adaxiale Kelchblatt. Von diesen Differenzen ist später fast nichts mehr festzustellen. Die fünf Kronblätter treten zu gleicher Zeit

in Erscheinung; die zwei adaxialen erheben sich bald auf gemeinsamer Basis, so daß im ausgebildeten Zustand eine Oberlippe mit zwei Zipfeln zu finden ist. Vier Staubblätter entstehen zu gleicher Zeit. Bald setzt im abaxialen Paar gesteigertes Wachstum ein, die zwei anderen Staubblätter bleiben zurück und sind in der geöffneten Blüte nicht mehr aufzufinden. Ein fünftes Staubblatt kommt nicht zur Anlage. Die fertilen Staubblätter liegen in der geöffneten Blüte der Oberlippe dicht an, sie geraten in diese Stellung durch eine Torsion des Filaments, so daß sie ihre Antheren der Oberlippe abkehren.

24. **Fittonia gigantea** (Fig. 24).

Die zwei abaxialen Kelchblätter kommen vor den anderen Gliedern der äußeren Blütenhülle zur Anlage. Es hat aber den Anschein, daß auch diese beiden nicht gleichzeitig sich abheben. Zuletzt jedenfalls zeigt sich das adaxiale Kelchblatt. Der Kronblattkreis verhält sich wie bei F. Verschaffelti. Überhaupt unterscheiden sich die beiden Formen nur dadurch, daß bei F. gigantea der Vegetationspunkt von Anfang an ziemlich breitgedrückt erscheint. Bei F. Verschaffelti gibt es dagegen Entwicklungszustände, aus denen die im ausgebildeten Zustand so deutlich ausgeprägte Dorsiventralität nicht zu sehen ist, während das bei F. gigantea nie der Fall ist. Die zwei abaxialen Staubblätter treten vor den zwei außer ihnen zur Anlage kommenden in Erscheinung. Die letzteren entwickeln sich nicht lange weiter und sind in der reifen Blüte nicht mehr aufzufinden. Von den fertilen gilt das bei F. Verschaffelti gesagte.

25. **Fittonia argyroneura.**

Auch hier ist der Blütenstand eine einfache Ähre, der Kelchblattkreis wird ebenso angelegt wie bei den eben besprochenen Arten; das gleiche gilt vom Kron-, Staub- und Fruchtblattkreis.

26. **Jacobinia magnifica.**

Der Blütenstand läßt sich einfach auf den Grundtypus der Acanthaceen zurückführen. In den Achseln dekussierter Blätter finden sich im unteren Teil Infloreszenzen, im oberen Blüten. Die Teilinfloreszenzen zeigen rein dichasiale Verzweigung, jedoch ist immer eine Blüte von den zwei in den Achseln eines Vorblätterpaares stehenden gefördert. Dazu kommen noch regelmäßig Beisprosse mit fertilen Vorblättern. Die Infloreszenzachse ist im Vergleich zu den an ihr inserierten Blattsprossen stark verkürzt, so daß der Blütenstand kopfiges Aussehen gewinnt. Fertile Blütenvorblätter und Beisprosse finden sich nun nicht

im ganzen Bereich der Infloreszenz, sondern nur in deren unterem Teil. Im obersten Drittel ist der Blütenstand ganz einfach nach dem Acanthustyp gebaut. So läßt sich die von Goebel angegebene merkwürdige Entfaltungsfolge verstehen. Die Zufuhr von Baustoffen verteilt sich im unteren Teil der Infloreszenz auf mehr, im oberen auf weniger zahlreiche Vegetationspunkte. Daher beginnt die Entfaltung im unteren Teil des oberen Drittels der Infloreszenz. Die Kelchblätter erscheinen zu gleicher Zeit. Obwohl die zwei abaxialen sich schon sehr frühzeitig auf gemeinsamer Basis erheben, sind sie doch in der fertigen Blüte fast völlig getrennt, weil die Anlagen, soweit sie frei sind, viel mehr heranwachsen als in ihrem gemeinsamen Teil. Die fünf Anlagen des Blumenblattkreises werden gleichzeitig sichtbar. Die hinteren Kronblätter erheben sich bald auf gemeinsamer Basis und zeigen gesteigertes Wachstum. Staubblätter kommen nicht mehr als zwei zur Anlage, und zwar auf der abaxialen Seite. Ihre Antheren liegen in der geöffneten Blüte unter der helmartig gestalteten Oberlippe.

27. Jacobinia Pohliana (Fig. 21).

Der Blütenstand ist aufgebaut wie bei Jacobinia magnifica. Die als seitliche Ausgliederungen auftretenden axillären Teilblütenstände zeigen dekussierte Stellung der Blüten, aber alle auf die adaxiale Seite fallenden sind rückgebildet, ohne daß von ihnen eine Anlage wahrzunehmen wäre. Dadurch erhalten die Teilinfloreszenzen den Charakter von dorsiventralen. Im Kelchblattkreis ist die abaxiale Seite gefördert; von den hier befindlichen Anlagen ist eine größer als die andere. Auf bestimmten Entwicklungszuständen ist das adaxiale Kelchblatt, das im ausgebildeten Zustand das kleinste ist, jedenfalls größer als das eine adaxiale. Bezeichnet man die Anlagen nach ihrer Größe, dann ergäbe sich, wenn man ohne weiteres aus den Größenverhältnissen auf diesem allerdings sehr jungen Stadium auf die Reihenfolge im Erscheinen der Anlagen schließen wollte, eine ganz merkwürdige Art der Entstehung am Vegetationspunkt. Man muß aber immer im Auge behalten, daß die Blüte eine dorsiventrale wird, so daß man schon frühzeitig mit einer verschieden starken Ernährung von Ober- und Unterseite der Blüte zu rechnen hat. Im übrigen bietet die Blütenentwicklung nichts besonderes und schließt sich an die von Jacobinia magnifica an; unbedeutende Unterschiede davon sind aber doch festzustellen.

28. Jacobinia suberecta.

Der Blütenstand ist dichasial verzweigt, in den Achseln der Deckblätter finden sich häufig mehrere Sprosse, die unabhängig voneinander

auftreten. Es zeigt sich, daß manchmal ein Seitensproß eines Dichasiums weit in der Entwicklung vorauseilt, so daß, wenn hier schon die Kelchanlage erfolgt, in der anderen entsprechenden Blattachsel noch nicht die Spur eines Seitensprosses zu erkennen ist. Im Kelchblattkreis ist die abaxiale Seite gefördert. Das kleinste Kelchblatt steht auf der adaxialen Seite. Die abaxialen Glieder der äußeren Blütenhülle erscheinen zuerst, dann die lateralen und das adaxiale ohne merklichen Zeitunterschied. Die Differenzierung der Blumenkrone vollzieht sich von vorne nach hinten. Es sind vorne schon scharfe Ecken am Vegetationspunkt zu erkennen, während sie hinten noch fehlen. Im Staubblattkreis kommen auf der abaxialen Seite zwei Glieder zur Anlage. Sie liefern beide fertile Staubblätter.

29. Jacobinia pauciflora.

Die Symmetrieverhältnisse sind deutlich ausgesprochen. Im Blattpaar finden sich zwei Achselsprosse; alle Plussprosse und alle Minussprosse liegen übereinander in je zwei rechtwinklig gekreuzten Orthostichen. Die Infloreszenzen stehen axillär. Blüten zeigen sich innerhalb der Teilinfloreszenzen meist nur auf den geförderten Orthostichen. Auch in den Teilblütenständen sind Differenzen zwischen Plus- und Minusseite vorhanden. Auf den geförderten Orthostichen stehen manchmal noch Beisprosse. Innerhalb der Teilinfloreszenzen sind die untersten Blüten in der Entwicklung zurück im Vergleich zu den weiter gegen den Vegetationspunkt gelegenen. Dadurch wird der Vegetationspunkt an der Spitze zur Seite gedrängt. Das Aufblühen erfolgt auch hier wie bei J. magnifica nicht von unten nach oben, sondern es beginnt unterhalb des Infloreszenzscheitels und schreitet nach unten und oben fort. Diese Verhältnisse zeigen sich genau so an den als seitliche Ausgliederungen des Blütenstands auftretenden Teilinfloreszenzen. Die Entwicklungsgeschichte bietet nichts besonderes. Die ersten Anlagen des Blumenblattkreises, die zusammen sichtbar werden, treten anfänglich nicht als Höcker in Erscheinung, sondern als fünf scharfe Ecken. Im Staubblattkreis kommen zwei Glieder zur Anlage, von denen eines vor dem anderen entsteht. Beide liefern fertile Staubblätter.

30. Jacobinia penhrosiensis.

Die Infloreszenzen sind reichblütiger als bei der vorigen Art. Ein Unterschied zu J. pauciflora besteht darin, daß die vorliegende Art eine andere Aufblühfolge aufweist. Hier sind es die untersten Blüten der Teilinfloreszenzen, die zuerst zur Entfaltung kommen. Ein weiterer Unterschied besteht darin, daß vier Staubblätter zur Anlage kommen. In der geöffneten

üte finden sich dagegen nur zwei. Alle vier Anlagen treten gleichzeitig in 'scheinung, die adaxialen bleiben aber bald zurück und verkümmern.

31. **Peristrophe salicifolia** (Fig. 22).

Die dichasialen Blütenstände stehen terminal und axillär. Im ısammenhang mit den Symmetrieverhältnissen, die den allgemein bei :r Familie verbreiteten entsprechen, finden sich Größenunterschiede vischen den in den Achseln eines Blattpaares stehenden Sprossen. ußerdem zeigen sich Blütenstände nur in den Achseln der auf ge- rderten Orthostichen inserierten Blätter, so daß sich die Infloreszenz ›n der bei Sanchezia vorhandenen nur dadurch unterscheidet, daß ihre ıternodien erheblich länger sind. Außerdem ist bemerkenswert, daß ır im ältesten, untersten Teil der Infloreszenz die Verzweigung chasial ist. Im jüngeren Teil findet man immer statt der drei Blüten nes Dichasiums nur zwei, eine Erscheinung, die dadurch zustande ›mmt, daß regelmäßig eine Seitenblüte unterdrückt wird, und zwar ist es immer die der gleichen Seite in den verschiedenen Teilblüten- änden. Es sind nicht mehr zwei Vorblätter einer Blüte fertil, sondern ır eines, und dieses fällt immer auf die gleiche Seite. Es ist auf- llend, daß die Deckblätter auf den geförderten Orthostichen, d. h. also elfach die Infloreszenzdeckblätter kleiner sind, als die sterilen Deck- ätter. Das adaxiale Kelchblatt erscheint vor den anderen. Aber die ›itdifferenz ist recht klein. Im Kronblattkreis erscheinen fünf Anlagen ı gleicher Zeit. Bald wachsen sowohl an der adaxialen, wie auch an ›r abaxialen Seite die gemeinsamen Insertionszonen mit, so daß eine lüte mit langer Kronröhre und deutlicher Ober- und Unterlippe resul- ›rt. Die Oberlippe der geöffneten Blüte zeigt drei, die Unterlippe vei Zipfel; im allgemeinen ist das aber in der Familie umgekehrt. iese Anordnung hängt ab von der Resupination, die gerade hier sehr ıffällig ist. Zur Aufklärung, unter welchen Bedingungen die Resupination attfindet, brachte ich, dem Vorgange G o e b e l s folgend, einen blühenden weig auf den Klinostaten und beobachtete eine recht junge Blüten- ıospe 14 Tage lang. Auch sie führte kurz vor der Anthese die esupination aus. Im Staubblattkreis kommen gleichzeitig zwei Glieder ır Anlage, und zwar auf der vor der Resupination abaxialen Seite. eide liefern fertile Staubblätter, die der durch die zwei adaxialen Kron- ätter gebildeten Unterlippe aufliegen.

32. **Beloperone violacea** (Fig. 20, 25).

Die Symmetrieverhältnisse entsprechen den allgemein bei der amilie verbreiteten. Im Sichtbarwerden der Anlagen verhalten sich

geförderte und geminderte Seite nicht verschieden. Die Verzweigung in der Infloreszenz ist dichasial. Nun zeigt sich manchmal bei Ruellia, daß die dekussierten Blätter, wie es bei Acanthus immer der Fall ist, nur eine Blüte tragen. Es steht somit der Auffassung nichts im Wege, daß aus einer Infloreszenz, wie sie bei Beloperone sich findet, phylogenetisch die von Acanthus durch konstantes Fehlschlagen der sekundären und tertiären Sprosse hervorgegangen sei. Die Symmetrieverhältnisse beeinflussen, wie es scheint, die Kelchkreisanlage. Es wird nämlich von den fünf Anlagen eine abaxiale zuerst sichtbar, und zwar vom Blütenstand aus immer die rechte. Inwieweit hier jedoch die Symmetrieverhältnisse mitsprechen, läßt sich nicht genauer untersuchen; denn die Organanlegung vollzieht sich so rasch, daß schon an den nächstälteren Blüten Größenunterschiede zwischen den beiden abaxialen Kelchblättern nicht mehr wahrzunehmen sind. Als nächstes Glied der äußeren Blütenhülle erscheint das andere abaxiale Kelchblatt, dann die zwei lateralen und zuletzt das adaxiale, das auch später etwas kleiner bleibt, während sonst der Kelchblattkreis wegen der unbedeutenden Zeitdifferenzen beim Erscheinen der Anlagen gleichheitlicher ist als bei der Mehrzahl der untersuchten Arten. Ebenso wie der Kelchblattkreis zeigt auch der Blumenblattkreis gesteigertes Wachstum auf der abaxialen Seite. Zwar erscheinen die fünf Anlagen gleichzeitig, bald jedoch tritt die Förderung auf der abaxialen Seite hervor. Zwei Staubblattanlagen auf der abaxialen Seite liefern zwei fertile Staubblätter.

33. Beloperone plumbaginifolia.

Der Blütenstand ähnelt in seinem Aufbau dem der eben besprochenen Arten. Die Blütenvorblätter sind aber nicht immer alle beide fertil, eine Erscheinung, die dadurch zustande kommen kann, daß der geförderte Achselsproß in einem Blattpaar so weit in der Entwicklung vorauseilt, daß der geminderte Sproß schließlich ausgehungert wird. Der Sproß wird immer angelegt wie bei Ruellia, wo die gleiche Erscheinung beobachtet werden kann. Es zeigt sich auch, daß die die Seitensprosse deckenden Blätter kleiner sind als die mit ihnen auf gleicher Höhe stehenden sterilen Blätter. Das mag damit zusammenhängen, daß auf dem die Blüte erzeugenden Sektor der Stoffverbrauch trotz der größeren Zufuhr von Baustoffen doch so groß ist, daß dem Deckblatt solche entzogen werden. Tatsächlich sind an jungen Vegetationspunkten mit Blattanlagen, die noch keine Achselsprosse differenziert haben, Größenunterschiede kaum zu konstatieren. Die Anlage des Kelchkreises bietet keine Besonderheit. Im Blumenblattkreis er-

:heinen gleichzeitig fünf Anlagen, von denen die drei abaxialen im Vachstum bevorzugt werden. Dann erfolgt die Differenzierung der eiden abaxialen Staubblätter, und kurz nach diesen werden auf der daxialen Seite zwei weitere Staubblattanlagen sichtbar. Nur die zwei baxialen Anlagen liefern fertile Staubblätter, die infolge einer Torsion es Filaments der Oberlippe dicht anliegen. Das Gynaezeum setzt sich us zwei Anlagen zusammen, die sich sowohl vorne als hinten gleichtark entwickeln, bis die Antheren verstäuben. Dann wächst der Griffel, er bis dahin in einer Membranfalte der Oberlippe geborgen war, heran nd wird in seinem apikalen Teil, der die kopfige Narbe trägt, durch esteigertes Wachstum der Oberseite innerhalb der Symmetrieebene er Blüte nach unten abgebogen.

34. **Cryptophragmium zeilanicum** (Fig. 23).

Der Blütenstand ist eine Traube. Er kann durch geeignete Existenzbedingungen ziemlich auffallend abgeändert werden. So blühten ie gleichen Pflanzen einmal mit traubigen Blütenständen. Einige Ionate später, als die Blätter bedeutend weiter entwickelt und im allemeinen die Bedingungen günstigere waren, zeigte sich, als die Pflanzen vieder zur Blüte kamen, daß nun auch die Blütenvorblätter fertil waren, ınd diese Blüten ihrerseits wieder fertile Vorblätter hatten. Die Verweigung war also eine dichasiale geworden. Innerhalb der Teilblütentände zeigten sich an jedem in einem Blattpaar befindlichen Sproßpaar leutliche Unterschiede in dem Stand der Entwicklung. Die Mittelılüte des Dichasiums bleibt auffallend zurück. Im Kelchblattkreis ist lie adaxiale Seite schwach gefördert. Der Blumenblattkreis zeigt Förderung der entgegengesetzten Seite. Die Anlagen erscheinen aber gleichzeitig. Im Staubblattkreis kommen zwei Glieder zur Anlage, die eide fertile Staubblätter liefern.

Bestäubungsverhältnisse.

Angaben über die Bestäubungverhältsnisse an sich bei chasnogamen Blüten finden sich selten. Was darüber bekannt ist, hat Goebel in den Entfaltungsbewegungen kritisch betrachtet und ergänzt. Über kleistogame Blüten, die in der Familie ziemlich verbreitet sind, existieren Angaben von Burck, Scott und Ritzerow. Die Kleistogamie eruht in allen Fällen, wo ich sie beobachtete, auf Entfaltungshemmung ler Korolle ohne Reduktionserscheinungen an anderen Blütenorganen, so z. B. bei Ruellia strepens, tuberosa, Blumii, Herbstii, Eranthemum albo-maculatum, Asteracantha longifolia, Blechum Brownii, Strobilanthes

glabratus. Unter diesen sind Arten, die in den Münchener Gewächshäusern nur kleistogam blühen: Ruellia tuberosa, Eranthemum albomaculatum und Blechum Brownii. Bei den übrigen Formen finden sich auch chasmogame Blüten. Es gelang nicht, durch Kultur unter möglichst günstigen Existenzbedingungen bei Blechum chasmogame Blüten hervorzurufen. Nichtsdestoweniger bin ich überzeugt, daß dies möglich ist. Denn die Entfaltungshemmung wird bei Ruellia Herbstii z. B. nur durch einen in der Ernährung liegenden Grund bedingt. An einem Exemplar, das durch breitblätterige, höhere Pflanzen im Lichtgenus sehr benachteiligt war, fanden sich zu Beginn der Vegetationsperiode reichlich kleistogame Blüten. Erst Anfang August trat an diesem Stock eine kleine chasmogame Blüte auf. In einem anderen Warmhaus mit höherer Temperatur stand ein anderes Exemplar der gleichen Art, das in jeder Beziehung günstigere Existenzbedingungen hatte. Da fand ich Ende Mai, ohne daß ich vorher kleistogame Blüten gesehen hätte, chasmogame Blüten, die bedeutend größer und kräftiger entwickelt waren als die oben erwähnte, die an dem weniger gut ernährten Stock aufgetreten war. Fruchtansatz erfolgt in chasmogamen und kleistogamen Blüten. An Ruellia strepens beobachtete ich an den bei uns den Sommer über im Freien kultivierten Exemplaren, daß kleistogame Blüten am Anfang der Vegetationsperiode auftreten. Sie sind alle fruchtbar, machen aber bald den chasmogamen Blüten Platz, die ebenfalls Samen ansetzen. Auch bei Asteracantha longifolia sind die zuerst angelegten Blüten kleistogam. Wenn die Pflanzen im Lauf der Vegetationsperiode erstarken, treten zunächst kleine chasmogame und dann später normale chasmogame Blüten auf. Die Kleistogamie kommt durch Entfaltungshemmung der Korolle zustande. Dadurch wird der Griffel, der anscheinend nicht im gleichen Grad eine Hemmung erfährt, in der geschlossenen Blüte hin- und hergebogen. Blechum Brownii blüht in unseren Warmhäusern nur kleistogam, aber sehr reichlich. Die Entfaltungshemmung der Korolle macht sich erst relativ spät geltend, an den Blüten sind deutlich fünf Kronzipfel zu unterscheiden. Ohne daß sie sich entfaltet, öffnen sich die Antheren der vier Staubblätter in durchaus normaler Weise, entlassen ihren kräftig ausgebildeten Pollen auf die Narbe, der Fruchtknoten schwillt an und hebt die vertrocknende Korolle in die Höhe. Etwas wesentlich verschiedenes ist bei keiner der anderen kleistogam blühenden Pflanzen zu berichten. Die Bestäubungsverhältnisse der chasmogamen Blüten sind nicht einheitlich. Viele Arten sind selbstfertil. Hierher zählen selbstverständlich zunächst alle, die kleistogame Blüten zu bilden imstande sind. Dazu kommen noch

Acanthus longifolius, spinosus und candelabrum, Ruellia formosa, ventricosa und macrantha, Beloperone violacea, Strobilanthes glabratus, Schaueria calycotricha, Barleria strigosa, und zwar alle diese Arten mit einem sehr hohen Prozentsatz der Fertilität. Weniger hoch ist dieser Prozentsatz bei Aphelandra aurantiaca und Crossandra undulaefolia. Überall liegen die Sexualorgane so zueinander, daß die Möglichkeit der Selbstbestäubung ohne weiteres ersichtlich ist. Bei anderen Arten ist zwar die Lage der Sexualorgane eine völlig entsprechende, aber es unterbleibt der Samenansatz, wenn nicht Pollen von anderen Pflanzen zur Bestäubung verwandt werden. So verhält sich Gymnostachyum, wo die Fremdbestäubung in hohem Grad von Erfolg begleitet ist, während Selbstbestäubung keinen Samenansatz zu bewirken in der Lage ist. Ebenso verhalten sich Daedalacanthus nervosus und Jacobinia penhrosiensis.

Außer den bisher besprochenen Formen gibt es nun solche, wo entweder nur sehr häufig durchgeführte künstliche Bestäubung wenigstens einige Samen liefert, oder aber ein Samenansatz bei uns anscheinend nicht zu erzielen ist. Bei Strobilanthes isophyllus, Dyerianus und glomeratus, die alle drei bekannt sind wegen der Reizbarkeit ihrer Narben, gelang es nach vielen Bestäubungsversuchen, die alle an möglichst hellen, sonnigen Tagen ausgeführt wurden, einige Resultate zu erzielen. Auf alle Fälle gilt das auch für die Selbstbestäubung. Aber aus allen Versuchen habe ich die Überzeugung gewonnen, daß die Frage, die Goebel in den Entfaltungsbewegungen bezüglich der Bestäubungsverhältnisse der Formen mit reizbaren Narbenlappen aufgeworfen hat, nur in der Heimat der betreffenden Pflanzen eine befriedigende Lösung finden kann. Denn es muß stutzig machen, daß auch die Verwendung des Pollens anderer Exemplare der fraglichen Arten zur Bestäubung keineswegs bessere Resultate liefert. Dabei muß freilich bedacht werden, daß die Acanthaceen sehr leicht auf vegetativem Wege zu vermehren sind, eine Eigenschaft, von der selbstverständlich die Gärtner ausgiebig Gebrauch machen. So ist die Möglichkeit gegeben, daß alle hier befindlichen Exemplare der genannten Arten von einer Mutterpflanze durch Stecklinge erzogen worden sind; dann ist es unmöglich, Fremdbestäubung auszuführen, weil eigentlich doch von jeder Art nur ein Individuum vorliegt. Wenn der Prozentsatz der Fertilität noch ungünstiger wird als bei den eben behandelten Arten, dann ist es begreiflich, daß solche Pflanzen bei uns praktisch überhaupt steril sind. Das ist der Fall bei Jacobinia magnifica und Pohliana und anscheinend auch bei Hemigraphis colorata, von der gleich noch in anderem Zusammenhang die Rede sein

soll. Hemigraphis[1]) gehört nämlich zu den Formen, die einen reizbaren Narbenlappen besitzen. Meinen Beobachtungen zufolge greift hier jedoch die Reizbarkeit auch auf das oberste Griffelstück über. Das wäre ein Unterschied gegenüber den reizbaren Narbenlappen bei den oben erwähnten Strobilanthes-Arten. Ein weiterer Unterschied ergibt sich daraus, daß die Blüte nicht resupiniert. Es wird also auch der Narbenlappen nicht nach unten abgebogen, sondern er legt sich der Oberlippe an. Schließlich ist noch anzuführen (und das ist das wichtigste), daß die Reizbewegung ganz erheblich langsamer verläuft als bei Strobilanthes. Daher ist die für diese Arten versuchte teleologische Deutung bei Hemigraphis erschwert. Denn ein Insekt, das die Blüte besucht und beim Eindringen den Rücken mit Pollen beläd, wird den Rückweg antreten, bevor die Reizung völlig eingetreten ist, und so ist die Möglichkeit der Selbstbestäubung durch die Reizbarkeit der Narben doch nicht ausgeschlossen. Überdies könnte eine solche auch eintreten, wenn die Bewegung der Hauptsache nach abgeschlossen ist. Denn das vorderste Ende des Narbenlappens bleibt für gewöhnlich etwas nach unten gekrümmt und wird nur bei exzessiv starker Reizung auch an die Oberlippe angelegt. Außerdem findet man häufig auf der Narbe Pollenkörner, die nach der Lage der Sexualorgane und in Anbetracht des in den Warmhäusern herrschenden Mangels an bestäubenden Insekten kaum anderswoher als aus den Antheren der gleichen Blüte stammen können. Samenansatz nahm ich nicht wahr, und es ist denkbar, daß die Pflanze selbststeril ist. Aber wie aus dem oben über die Bestäubungsverhältnisse im allgemeinen Gesagten hervorgeht, ist der Mangel der Fruchtbildung in unseren Warmhäusern vorsichtig zu bewerten, und es dürfte bei uns unmöglich sein, zu entscheiden, ob für das Ausbleiben des Samenansatzes Selbststerilität oder Mangel der notwendigen Bedingungen verantwortlich zu machen ist. Jedenfalls geht es aber nicht an, die Reizbarkeit der Narbe als zweckmäßig für die Selbstbestäubung zu betrachten. Denn wo die Narben reizbar sind, setzen die Pflanzen nicht an, andere Arten, deren Narben der Reizbarkeit entbehren, setzen reichlich an, so z. B. Ruellia und Strobilanthes glabratus. Die letztgenannte Form unterscheidet sich mehrfach von den oben angeführten Strobilanthes-Arten. Der Narbenlappen ist nämlich nicht reizbar, die Resupination unterbleibt, die Pflanzen blühen auch kleistogam, Samenansatz infolge von Selbstbestäubung findet reichlich statt. Legt man den Griffel in Glyzerin, dann krümmt sich der stärker entwickelte Narbenast rasch gerade, indem er sich in die Verlängerung

1) Siehe Figur 29, 30.

des Griffels einstellt, und krümmt sich dann weit in entgegengesetzter Richtung über. Bringt man ihn in Wasser, dann nimmt er eine Stellung ein, die der Reizstellung von Hemigraphis entspricht. Daraus ergibt sich, daß die Entfaltung der Narben, d. h. das Herabkrümmen des geförderten Narbenastes durch Turgor erfolgt. Turgorschwankungen werden dann natürlich auch zu Bewegungen des Narbenastes führen, ohne daß man dann immer einen Zweck für solche Erscheinungen anzugeben wüßte.

Samenentwicklung.

Über diesen Punkt finden sich in der Literatur einige Angaben. Die älteste scheint die von Planchon zu sein. Er bezeichnet die Samenanlage als nackt, integumentlos, eine Angabe, die schon 10 Jahre später durch Hofmeister richtiggestellt wurde, der eine vollständig richtige Darstellung der Samenanlage von Acanthus spinosus gab. Hofmeister hat erkannt, daß das Integument eine mächtige Ausbildung erfährt, wogegen der Nuzellus so zurückbleibt, daß er fast völlig zur Bildung des Embryosackes verbraucht wird. 50 Jahre später hat van Tieghem ebendasselbe beschrieben, ohne die Arbeiten Hofmeisters zu erwähnen.

Um die Entwicklung des Samens zu erklären, ist es notwendig, zuerst die Samenanlagen zu prüfen. Da ist zunächst die von Acanthus zu erläutern. Hofmeister schreibt davon: „Das dicke Integument umschließt einen spitzwinklig gekrümmten Eikern, der zur Blütezeit ersetzt wird durch einen Embryosack von der nämlichen Form". Eine genauere Betrachtung zeigt, daß eine Mikropyle eigentlich völlig fehlt, der Embryosack ist allseits vom Integument umgeben. Auf jungen Entwicklungszuständen zeigt sich der Nuzellus an der deutlichen Mikropyle als kleine Erhebung, umgeben von dem schon frühzeitig relativ mächtig entwickelten Integument. Dies überwächst ihn vollständig. Durch gesteigertes Wachstum auf der konvexen Seite der Samenanlage wird hierbei der Nuzellus eingekrümmt. Jedoch verläuft der den Nuzellus verdrängende Embryosack nicht so, wie es dem nur auf der Oberseite des Integuments gesteigerten Wachstum entspräche. Danach wäre ein in einer Ebene eingekrümmter Embryosack zu erwarten. Dem ist aber nicht so, weil das Integument auch lateral auf der der Plazenta abgewandten Seite bedeutend stärker wächst. So wird der Nuzellus aus seiner ursprünglichen Krümmungsrichtung mit seinem oberen Ende herausgedrückt gegen die Plazenta hin und vom Integument am Scheitel überwachsen. Wegen der vollständigen Asymmetrie der Samenanlage ist es nur möglich, an Hand von Schnittserien ein Bild von den Ver-

hältnissen zu bekommen. Auf diesem Wege findet man, daß in der befruchtungsreifen Samenanlage der Embryosack in seinem größeren Teil scharf in einer Ebene gekrümmt ist, gegen den Scheitel sich aber fortsetzt in eine kurze Partie, die direkt senkrecht auf der ursprünglichen Krümmungsrichtung steht. In diesem Teil findet sich der Eiapparat. Die Antipoden gehen zugrunde, schon bevor der sekundäre Embryosackkern durch den bekannten Vorgang der Kernverschmelzung gebildet wird. Zur Zeit der Befruchtung liegt der sekundäre Embryosackkern am Grund des Embryosackes, jedoch ist die Verschmelzung der beiden Kerne noch nicht ganz vollzogen.

Bei allen anderen Arten, die ich untersuchte, fand ich eine andere Gestaltung des Embryosackes. Überall zwar ist die kräftige Entwicklung des einen Integuments auffallend, fast allen Formen kommt aber im ausgebildeten Zustand eine Mikropyle zu. Wo diese fehlt, wie bei Schaueria calycotricha, kommt das nachträglich zustande, indem das Integument sich über dem Nuzellus zusammenschließt. Vom Nuzellus ist bei allen Formen zur Blütezeit nicht mehr viel zu finden, meist ist er nur noch angedeutet durch einige wenige den Embryosack umgebende Zellschichten mit dichterem Inhalt oder etwas anderer Struktur, als die Integumentzellen aufweisen.

1. **Acanthus longifolius** (Fig. 27, 31, 33, 37).

Hierzu ist die Darstellung Hofmeisters von A. mollis und spinosus zu vergleichen. Die Befruchtungsvorgänge habe ich nicht beobachtet. Der befruchtete Eikern gelangt auf eine nicht ganz klare Weise durch den langen, gekrümmten Embryosack in den basalen Teil desselben. Hofmeister hat keine Zellwände in dem gekrümmten Teil des Embryosacks beobachtet, obwohl er auch den einzelligen Embryo bei A. spinosus im basalen Teil des Embryosacks beobachtete. Es wäre wohl denkbar, daß die Eizelle nach der Befruchtung einen Schlauch treibt bis zum Endosperm (wenn der Embryo dort ankommt, ist schon Endosperm gebildet) und innerhalb dieser Zelle durch Plasmaströmung wandert. Eine andere Möglichkeit ist die, daß zwar ein zellulärer Embryoträger gebildet wird, der aber so hinfällig ist, daß die Wände auch auf jungen Entwicklungszuständen nicht zu erkennen sind. Aber es ist doch anzunehmen, daß dann wenigstens Kernfragmente aufzufinden sein müßten; es ist ja auch bei Crossandra ein deutlicher, wenn auch stark reduzierter Embryoträger vorhanden und unschwer nachzuweisen. Erst wenn die befruchtete Eizelle an dem von Anfang an zellulären Endosperm angekommen ist, tritt sie in Teilung

ein und bildet zunächst eine Zellreihe, die ins Endosperm hineinwächst, aber immer nahe am Rand dieses Gewebskörpers bleibt. Wenn der Embryoträger, soweit er im Endosperm liegt, vielzellig geworden ist, beginnt sich das apikale Ende in bekannter Weise zu teilen und liefert so einen Embryo. Jedoch ist dessen Wurzel nicht mehr nach der Gegend der Mikropyle hin gerichtet, auch nicht in der Richtung des Teils des Embryosacks, von dem der einzellige Embryo herkam. Da dieser Teil nämlich seitlich am Endosperm mündet und der Embryoträger den Kopf der Embryoanlage im Endosperm am Rande desselben vorwärts schiebt, macht der ganze Embryo eine Krümmung mit, die parallel läuft mit der des Endosperms an seinem oberen Rand. So kommt es, daß im reifen Zustande die Wurzel keine Beziehung mehr zur Mikropyle zeigt. Die Ernährung des Embryo erfolgt nicht nur durch Vermittlung der Randzellen des Endosperms aus dem Integument, sondern es werden dazu besondere Zellen differenziert. Ein Haustorium findet sich zunächst einmal an der Chalaza. Die dichte Plasmamasse enthält Kerne, die vom Endosperm herstammen. Ein weiteres Haustorium dringt in breiter Ausdehnung in das Integument ein, das Plasma ist hier nicht dicht, sondern fein und zart verteilt, aber auch hier ist ein relativ enorm großer Kern auffallend. Für die Bedeutung dieses Haustoriums spricht die Tatsache, daß es schon frühzeitig eine große Anzahl von Zellen zur Auflösung bringt. Aus dem Umstand, daß von diesem Kern aus eine ununterbrochene Plasmaverbindung bis zur Mikropyle zu verfolgen ist, möchte ich nicht schließen, daß auch auf diesem Wege dem Embryo Baustoffe zugeführt werden. Es findet sich nämlich in diesem Plasma nicht ein einziger Kern, nirgends findet auch Auflösung angrenzender Zellen statt. Trotzdem findet sich im Handbuch der systematischen Botanik von Wettstein bei der Gattung Acanthus die Angabe „Mikropylarhaustorium“. Ich vermute, daß diese Angabe auf Grund einer Schilderung der Embryobildung durch Hofmeister erfolgt ist. Da findet sich nämlich die Notiz, und eine Zeichnung in der „Embryobildung der Phanerogamen“ erläutert sie, daß nach der Befruchtung der Mikropylarteil (d. h. der Teil, an dem bei normalen Samenanlagen die hier fehlende Mikropyle liegt) des Embryosacks einen blindsackartigen Fortsatz treibe. Ich kann das nicht bestätigen. Denn in diesem Teil liegt vor der Befruchtung der Eiapparat, und hernach findet darin, wenn Eizelle und Synergiden daraus geschwunden sind, keine Veränderung mehr statt. Der reife Samen enthält einen geraden Embryo, dessen Wurzel nicht nach dem Mikropylarteil gerichtet ist; an ihm finden sich außer den mit Reservestoffen

erfüllten Cotyledonen noch mehrere Blattanlagen. Das Endosperm wird vom Embryo völlig aufgebraucht. So liegen die Verhältnisse bei Acanthus longifolius. Hofmeister hat A. spinosus untersucht. Aus seiner kurzen Schilderung scheint mir hervorzugehen, daß dort die gleichen Verhältnisse vorliegen. Acanthus montanus wird zwar in den Münchener Warmhäusern kultiviert, die Möglichkeit zur Selbstbestäubung ist bei dieser Art ebenso wie bei A. longifolius gegeben, die Fruchtknoten schwellen auch an, wie sich die Samenanlagen vergrößern. Aber ein Embryo ist nicht vorhanden.

2. **Aphelandra aurantiaca** (Fig. 32).

In Übereinstimmung mit den von Acanthus geschilderten Verhältnissen findet sich zur Blütezeit ein Embryosack, der die Substanz des Nuzellus, der von Anfang an relativ klein ist, in der Hauptsache verdrängt hat. Jedoch verläuft die Krümmung des Embryosacks nur in einer Ebene und ist nicht so ausgesprochen wie bei Acanthus. Auch mündet er mit einer Mikropyle ins Freie. Schon am unbefruchteten Embryosack sind die Antipoden auffallend kräftig entwickelt. Das Plasma ist in jeder der drei Zellen reichlich, die Kerne sind unverhältnismäßig groß. Die unterste der drei Antipoden ist die kräftigste. Nach der Befruchtung zeigen die an die Antipoden angrenzenden Integumentzellen Zerfallserscheinungen, während diese selbst noch dichteres Plasma und größere Kerne aufweisen. Dieses Haustorium führt direkt dem Endosperm Nährstoffe zu. Der sekundäre Embryosackkern liegt in der Mitte des Embryosacks. Von hier aus setzt die Endospermbildung ein und bewirkt, da sie hauptsächlich vom Embryosack senkrecht nach oben fortschreitet, eine Ausweitung desselben an dieser Stelle nach oben. Die Eizelle findet sich dicht hinter der Mikropyle. Der Embryo wird aber nicht durch einen gewöhnlichen, zellulären Embryoträger ins Endosperm geschoben; denn Kerne konnte ich innerhalb des von der Mikropyle zum mehrzelligen Embryo führenden Plasmaschlauchs nicht nachweisen. Diese Plasmaverbindung bleibt lange aufrecht erhalten. In der Mikropyle liegen zwei große Kerne in dichtem Plasma. Sie bewirken die Auflösung der in der Mikropylargegend vorhandenen, inhaltsreichen Zellen des Integuments und vermitteln dadurch freigewordene Baustoffe direkt dem Embryo. Was die Kerne dieses Mikropylarhaustoriums anlangt, so stammen sie aller Wahrscheinlichkeit nach von beiden oder von einer Synergide her. Da es mir nicht gelang, Befruchtungszustände, die diese Frage entscheiden könnten, aufzufinden, muß ich mich weiterer Äußerungen über diese Frage enthalten. Ich

verweise nur auf die Angabe von Billings, wonach bei Calendula das Haustorium aus der einen Synergide entsteht. Im älteren Samen findet sich nur mehr eine Andeutung des Endosperms in Form zweier unter der Epidermis liegender Zellschichten, die im Bereich der Chalaza noch vermehrt sind. Hier finden sich auch die Reste des Haustoriums in Verbindung mit dem Endosperm, das aber gerade hier in seiner ganzen Ausdehnung wiederum vom Embryo aufgebraucht wurde, so daß nur mehr Zellen ohne Inhalt übriggeblieben sind. Vom Mikropylarhaustorium ist auf solchen Entwicklungszuständen nichts mehr aufzufinden. Der Embryo hat normale Lage, zwei Keimblätter erfüllen das ganze Innere des Samens; sie sind mit Reservestoffen vollgepfropft. Außer diesen beiden Blättern sind keine weiteren Blattanlagen vorhanden. Die durch Selbstbestäubung erzeugten Samen sind leicht zur Keimung zu bringen und liefern kräftige Pflanzen.

3. **Crossandra undulaefolia** (Fig. 28, 35).

Zahl und Form der Samenanlagen erinnern an Aphelandra, aber zur Blütezeit sind Antipoden nicht mehr aufzufinden. Die Mikropyle ist recht kurz, das Integument mächtig entwickelt. Es bewirkt durch einseitig gesteigertes Wachstum eine Krümmung des Nuzellus in einer Ebene. Der Nuzellus wird nicht wie bei Acanthus völlig zur Bildung des Embryosacks verbraucht, sondern bleibt, mehrere Zellschichten stark den Embryosack umgebend, zum Teil erhalten. Nuzellargewebe findet sich auch an der kurzen, häufig nur angedeuteten Mikropyle. Jedoch fehlt eine deutliche Begrenzung des Nuzellus dem Integument gegenüber. Der Pollenschlauch passiert die kurze, enge Mikropyle und dringt durch den Nuzellusscheitel in gerader Richtung auf die, am oberen Ende des Embryosacks gelegene Eizelle vor. Dem anderen Ende des Embryosacks genähert liegt der große, sekundäre Embryosackkern. Nach der Befruchtung bildet die Eizelle einen deutlichen Embryoträger. Dieser ist allerdings ungewöhnlich hinfällig. Die Wände der Suspensorzellen sind entweder äußerst zart, oder es ist nur eine Protoplasmahautschicht vorhanden. Denn eine deutliche Membran konnte ich nicht beobachten. Die Zellen des Embryoträgers liegen in relativ großen Abständen voneinander entfernt, die Kerne sind groß und von wenig Plasma umgeben. Dieser Embryoträger schiebt den Embryo ins Endosperm. Von letzterem aus kommt es in der Chalazagegend zur Bildung eines Haustoriums. Die Zelle, aus der es entsteht, besitzt anfänglich eine deutliche Membran, die aber, wie es scheint, später aufgelöst wird. Dann finden sich auch, in dichtes Plasma eingebettet, mehrere Kerne von auffallender Größe.

4. Ruellia rosea.

Der Embryosack zeigt nicht die merkwürdige hakenförmige Einkrümmung wie bei Acanthus, jedoch ist die Gestalt des Embryosacks der Ruellien durch die bei Aphelandra und Crossandra gegebenen Übergänge mit der Form von Acanthus verknüpft. Die Mikropyle mündet in den Fruchtknoten, der Pollenschlauch nimmt den normalen Weg zur Eizelle. Von den Antipoden war zur Zeit der Befruchtung nichts mehr aufzufinden. In reifen Samenanlagen liegt der sekundäre Embryosackkern unweit der Mikropyle hinter der Eizelle. Annähernd gleichzeitig verschmilzt der Eikern und der eine generative Kern des Pollenschlauchs sowie der sekundäre Embryosackkern und der andere generative Kern. Es beginnt Endospermbildung anfänglich in Form von Zellsträngen. Die Eizelle, aus der der Embryo hervorgeht, bildet zunächst einen mehrzelligen Suspensor, dessen Zellen großkernig sind. Auch hier sind die Zellwände anfänglich sehr zart, aber zweifellos vorhanden. Die in der Nähe der Mikropyle und in dieser selbst gelegenen Zellen bilden sich um und treten in den Dienst der Ernährung des Embryo. Später liegt in der Mikropyle nur mehr ein großer Kern, umgeben von dichtem Plasma. Dieses Haustorium beutet die in der Mikropylargegend vorhandenen, inhaltsreichen Zellen aus. Durch den Embryoträger wird der Embryo ins Endosperm hineingeschoben, jedoch bleibt er, auch wenn die Wurzel schon herangewachsen ist, immer auch durch das ihn rings umgebende Endosperm hindurch vermittels einiger Zellen mit dem Mikropylarhaustorium in Verbindung. Erst wenn der Same trocken zu werden beginnt und die Reste des Integuments sich zu einer trockenhäutigen Samenschale umbilden, geht auch das Haustorium zugrunde. An der Chalaza kommt es frühzeitig zur Ausbildung eines Endospermhaustoriums. Im reifen Samen finden sich zwei mit Reservestoffen erfüllte Cotyledonen, die Wurzel weist nicht direkt in die Richtung der Mikropyle, sondern ist etwas daraus verschoben.

5. Ruellia Herbstii.

Die Samenanlage entspricht der von Ruellia rosea. Die Endospermbildung beginnt hauptsächlich in dem der Mikropyle abgewandten Teil des Embryosacks. Bis es den unteren Teil des Embryosacks erreicht hat, liegt hier schon ein kugeliger Embryo, der die zu seinem Wachstum nötigen Baustoffe durch ein vom Embryoträger herstammendes Haustorium bezieht. Das Endosperm umwächst den Embryo schließlich fast vollständig von allen Seiten, jedoch bleibt immer sein der Mikropyle zugewandtes Ende, an dem sich die Wurzel bildet, durch Zellenzüge

mit dem Mikropylarhaustorium in Verbindung. Die Endospermzellen, die an das vom Funiculus in die Samenanlage eintretende Gefäßbündel angrenzen, zeichnen sich durch ihren reicheren Plasmagehalt aus. Der reife Embryo enthält zwei Cotyledonen. Seine Lage ist normal.

6. **Ruellia ventricosa** (Fig. 36).

Der Embryosack ist in der Mitte verbreitert, nach hinten und gegen die Mikropyle hin verengert er sich. Von den Antipoden fanden sich zur Blütezeit nur mehr funktionsunfähige Reste. Die Bildung des sekundären Empryosackkerns durch Verschmelzung zweier Kerne ist leicht in allen Phasen zu beobachten. Nach der Befruchtung bildet sich Endosperm, das sich zunächst von der ursprünglichen Lage des sekundären Embryosackkerns gleichmäßig nach allen Seiten ausdehnt und so den zur Verfügung stehenden Raum erfüllt. Beginnen die peripherischen Zellen mit den Integumentzellen in Berührung zu treten, dann werden die letzteren nach und nach aufgelöst und zum Zerfall gebracht zugunsten des Endosperms. Schon frühzeitig treten auch die in der Nähe der Chalaza gelegenen Zellen des Endosperms in Beziehung zu dem hier endigenden Leitbündel, eine Tatsache, die sich im Plasmareichtum und in der Größe der Kerne dieser Zellen äußert. Der Embryo wird durch einen mehrzelligen Suspensor von der Mikropylargegend weg in das Innere des Embryosacks verlagert und bald allseitig vom Integument umwachsen. Mit der Mikropyle bleibt er durch den Zellenzug des Suspensors in Verbindung. Die am weitesten nach außen gelegenen Embryoträgerzellen werden plasmareicher und bekommen größere Kerne. Dieses Mikropylarhaustorium scheint im letzten Zeitraum der Samenreife nicht mehr direkt dem Embryo, sondern dem Endosperm zugute zu kommen. Denn später wird die direkte Verbindung der embryonalen Wurzel mit dem Haustorium unterbrochen, da diese nicht gerade der Mikropyle zuwächst, und außerdem ist das Endosperm, das in diesem Zeitpunkt bis auf wenige Reste vom Embryo aufgezehrt ist, gerade da, wo das Mikropylarhaustorium liegt, noch ein ansehnlicher Zellkomplex. Außer den beiden Cotyledonen zeigt der Embryo keine weiteren Blattanlagen.

7. **Schaueria calycotricha.**

Diese Art ist dadurch ausgezeichnet, daß eine Mikropyle völlig fehlt, weil das Integument über dem Nuzellusscheitel unter Bildung einer Naht zusammenschließt. Der Embryosack ist bogenförmig gekrümmt, die Chalaza liegt nicht an seinem einen Ende, sondern seitlich, etwa in der Mitte. An dieser Stelle springt das Integumentgewebe

in das Lumen des Embryosacks vor, und so ergibt sich eine Form, die sich mit der einer Hantel vergleichen läßt. Antipoden konnte ich zur Zeit der Blüte nicht mehr auffinden. Der Eiapparat liegt an der dem Nuzellusscheitel entsprechenden Stelle. Hier findet auch die Befruchtung statt. Im oberen Teil des Embryosacks findet zunächst Endospermbildung statt. Der Embryo wird durch einen langen Embryoträger in das Endosperm geschoben. Ich zählte an einem solchen zu einem älteren Embryo gehörigen nicht weniger als 25 Zellen. In der Mikropyle bildet sich aus Suspensorzellen ein sehr kräftiges Haustorium, das die ersten Embryoträgerzellen umscheidet. Dieses Haustorium führt aller Wahrscheinlichkeit nach unter Vermittlung der Embryoträgerzellen direkt dem Embryo Baustoffe von den in der Mikropylargegend normaler Samenanlagen gelegenen inhaltsreichen Zellen zu. Auch ein Endospermhaustorium kommt zur Ausbildung. An der Chalaza sammelt sich dichtes Plasma an, in dessen Innerem finden sich gewöhnlich zwei Kerne, die während des Heranwachsens des Embryos Teilungen nicht mehr durchmachen. Die angrenzenden Zellen des Integuments weisen ausnahmslos Zerfallserscheinungen auf, die meisten davon sind inhaltsleer, während dagegen die angrenzenden Endospermzellen dichteren Inhalt zeigen als die mehr zentral gelegenen. Im Laufe der Entwicklung dringt das Embryohaustorium im Integument gegen das eingekrümmte Gefäßbündel hin vor, ohne es zu erreichen. Wo es hinkommt, schafft es Hohlräume durch Auflösung der angrenzenden Integumentzellen. Später verfällt es. Es hat sich aber bis dahin durch das Integumentgewebe hindurchgearbeitet und dadurch nachträglich erst eine Mikropyle geschaffen. Denn das Haustorium erreicht gerade da die Oberfläche der Samenanlage, wo die Mikropyle liegen müßte. In diesem Zeitpunkt sind die Endospermzellen in der Hauptsache nur mehr zwei Schichten stark. An zwei Stellen finden sich mehrere Schichten. Einmal da, wo das Embryohaustorium liegt und dann da, wo das Endospermhaustorium tätig war. In älteren Entwicklungszuständen sind die in der Umgebung des Mikropylarhaustoriums gelegenen Zellen radial vom Haustorium weg gegen das Endosperm hin auffallend gestreckt. Die Wurzel weist auch hier nicht die Richtung der Mikropyle, sondern ist etwas daraus verschoben. Das die Mikropylargegend normaler Samenanlagen ausbeutende Haustorium kommt zwar ursprünglich dem Embryo selbst zugute, später ist jedoch das basale Ende desselben nicht mehr mit dem Haustorium in Verbindung; dann endigt es inmitten der oben erwähnten vom Haustorium ausgehend radial gestreckten Zellen.

8. Beloperone violacea.

Eine Mikropyle ist vorhanden. Der stark gekrümmte Embryosack (Mikropyle und Chalaza sind sehr genähert), dessen konvexe Seite weit in das Integument hinein sich erstreckt, ist in dem der Mikropyle genäherten Teil verengert, dadurch, daß die unter der Chalaza gegen den Funiculus hin gelegene Gewebspartie in das Lumen des Embryosacks vorspringt. In diesem engen Teil liegt der Eiapparat, die Antipoden sind zur Zeit der Befruchtung verfallen. Der Embryo wird durch einen kräftigen Embryoträger von der erwähnten Lage der Eizelle in das Lumen des Embryosackes geschoben. Hier hat inzwischen schon rege Endospermbildung eingesetzt, die sich an zwei Stellen zentralisiert: einmal in der Mitte des Embryosacks und außerdem an der Chalaza, wo schon frühzeitig mehrere Zellen aus dem Endosperm den Charakter von Haustorialzellen gewinnen. Abgesehen von diesem Chalazahaustorium kommt noch ein anderes an der Mikropyle zur Ausbildung. Die unterste Embryoträgerzelle treibt einen dichten Protoplasmafortsatz in das Gewebe des Funiculus auf eine Gruppe von Zellen zu, die durch ihre intensivere Färbbarkeit einen dichteren Inhalt vermuten lassen. Auf Schnitten durch ältere Entwicklungszustände findet sich der Embryo gleich hinter der oben erwähnten, unterhalb der Chalazaregion eintretenden Verschmälerung des Embryosacks und steht mit dem Mikropylarhaustorium durch die Zellen des Embryoträgers in Verbindung. Die in der Nähe des Chalazahaustoriums gelegenen Zellen sind inhaltsreicher als die übrigen. In noch älteren Samen erfüllt der Embryo das ganze Innere. Vom Endosperm sind nur mehr wenige Zellschichten erhalten, der Embryo hat zwei große Cotyledonen gebildet. Seine Wurzel liegt teilweise zwischen denselben, da sie um 180° aus der geraden Lage herausgedreht ist. Sie weist nicht genau in die Richtung der Mikropyle.

9. Eranthemum albo-maculatum.

Eine Mikropyle ist vorhanden. Sie ist bemerkenswert durch ihre Länge und außerdem dadurch, daß an ein großes, ganz normal gerade verlaufendes Stück in scharfem, rechtwinkligem Knick ein zweites, kurzes sich ansetzt. Das gehört schon zum Embryosack; denn hier liegt der Eiapparat. Es findet eben ähnliches statt wie bei Beloperone. Der Embryosack wird in seinem oberen Ende dadurch stark eingeengt, daß hier das Gewebe des Integuments in seinen Raum vorspringt. Antipoden habe ich zur Blütezeit keine mehr gesehen. Nach der Befruchtung wird der Embryo durch einen mehrzelligen Suspensor in das

inzwischen gebildete Endosperm geschoben. Es kommt an der Mikropyle zur Ausbildung eines kleinen Haustoriums. Selbst wenn der Embryo rings vom Endosperm umschlossen ist, bleibt er durch seine Trägerzellen mit dem Mikropylarhaustorium in Verbindung. An der Chalaza kommt es nicht zur Ausbildung eines eigentlichen Haustoriums. Hier hat eine ganze Gruppe von Zellen, eben diejenigen, die an das hier endigende Leitbündel angrenzen, die Funktion der Baustoffzufuhr. Diese Zellen sind alle vom Gefäßbündel weg in die Länge gestreckt, sind größer und besitzen dichteren Inhalt als die übrigen Endospermzellen. Sicherlich nehmen auch diese, soweit sie an das Integument angrenzen, von diesem Baustoffe auf, aber in dem der Chalaza genäherten Teil des Endosperms geschieht dies, wie es scheint, in ganz hervorragendem Maße. Wenn der Embryo beträchtlich herangewachsen ist, kommt dadurch, daß auf einer Seite ungefähr in der Mitte, also da, wo die zwei Cotyledonen inseriert sind, das Wachstum ein gesteigertes ist, eine Krümmung zustande, infolge deren die Wurzel mit den Cotyledonen einen Winkel von ca. 60° bildet.

10. Barleria strigosa.

Die Befruchtung scheint deshalb auf normalem Wege zu erfolgen, weil ich öfters in der schmalen Mikropyle Pollenschlauchreste wahrnahm. Das Innere des Embryosackes wird bald nach der Befruchtung von Endosperm erfüllt, an dem auffällt, daß die Zellen sehr groß sind und nur wenig Plasma enthalten. In dieses Gewebe wird der Embryo durch einen langen Suspensor geschoben. Der letztere macht dabei eine kleine Krümmung. Die erste Zellteilung des Embryos nach Abgliederung des Embryoträgers scheint zwei ungleich große Zellen zu liefern, jedoch ist auf diese Tatsache deshalb wenig Gewicht zu legen, weil bald nachher beide Seiten sich gleich verhalten. Der Embryo erhält Baustoffe durch den Embryoträger, ohne daß aber eine Differenzierung von Zellen für diese Funktion erkennbar wäre. Zweifellos werden aber die in der Mikropylargegend gelegenen Zellen rascher zum Zerfall gebracht als die in der Umgebung des Endosperms. An der Chalaza entwickelt sich ein typisches Haustorium in Form einer Plasmaanhäufung mit einem Zellkern. Die Vergrößerung der Samenanlagen erfolgt zunächst nicht durch Wachstum im Embryosack, sondern durch Streckung der Integumentzellen. Dabei wachsen die Epidermiszellen zu Haaren aus.

11. Strobilanthes Dyerianus.

Da ich von dieser Art als Ergebnis zahlreicher Bestäubungsversuche nur einen einzigen Samen erntete, ist es nicht möglich, die Samen-

entwicklung zu schildern. An den Schnitten durch den einen Samen zeigte sich, daß der Embryosack gerade ist; dadurch nähert sich diese Form den Ruellien. Die Mikropyle ist zur Hälfte auf der einen Seite vom Integument, auf der anderen vom Funiculus gebildet. Nur ein kleiner Teil erscheint als Spalte, die völlig vom Integument begrenzt wird. Die Endospermbildung scheint zunächst im unteren, der Mikropyle genäherten Teil des Embryosacks zu erfolgen. Ein Suspensor schiebt den Embryo ins Endosperm. An der Chalaza sind die Zellen inhaltsreicher als im übrigen Teil des Nährgewebes.

12. Strobilanthes glabratus (Fig. 34).

Die Samenanlagen, wie die reifen Samen zeigen im allgemeinen die für Ruellia geschilderten Verhältnisse. Besonders schön läßt sich hier die Entstehung des Chalazahaustoriums aus einer gewöhnlichen Endospermzelle beobachten. Der Embryoträger ist typisch entwickelt und teilweise von einem Haustorium umscheidet, das seine Herkunft einer Suspensorzelle verdankt.

13. Cryptophragmium zeilanicum.

Der Embryosack mündet durch eine Mikropyle dicht an der Plazenta in den Fruchtknoten. Der zentral im Embryosack gelegene sekundäre Embryosackkern entsteht erst spät durch Verschmelzung zweier Kerne. Von den Antipoden sah ich zur Blütezeit nichts mehr. Die befruchtete Eizelle bildet einen kräftigen Suspensor. Es erfolgt auch hier eine Umbildung sowohl embryonaler als auch vom Endosperm herstammender Zellen zu Haustorialzellen. Zunächst geht ein Haustorium aus den zuerst gebildeten Embryoträgerzellen hervor, und zwar werden gewöhnlich drei von der Umbildung ergriffen. Im Endosperm wird eine in der Nähe der Chalaza gelegene Zelle größer, der Kern wächst auffallend heran, teilt sich, es entstehen mehrere großkernige Zellen mit dichtem Inhalt, die energisch das angrenzende Gewebe zur Auflösung bringen.

Retinakeln, Jakulatoren.

Es erübrigt noch mit einigen Worten auf die Anhangsgebilde des Funiculus einzugehen, die als Jakulatoren oder Retinakeln bezeichnet werden. Zunächst ist festzustellen, daß es sich dabei um zwei prinzipiell verschiedene Dinge handelt, da zwei Ausbildungsformen existieren, zwischen denen nicht unterschieden worden ist, auch da nicht, wo auf Grund dieser Gebilde eine systematische Einteilung der Familie getroffen worden ist. Bei Acanthus wurde mit diesem Namen nichts anderes als der Funiculus belegt; warum, das steht dahin. Vielleicht war für diese besondere Benennung der Umstand ausschlaggebend, daß der

Funiculus eine auffällige, hornförmige Krümmung zeigt, besonders auf fallend, wenn der Same ausgeschleudert ist und der Funiculus, de äußerst stark verholzt ist, an der Plazenta stehen bleibt. Dafür is also eine besondere Bezeichnung höchst überflüssig, nachdem die mi dem erteilten Namen vorausgesetzten Funktionen in keiner Weise zu treffen. Es ist einleuchtend, daß durch eine Krümmung des Funiculus der für die Anheftung der Samen in Betracht kommende Querschnit absolut nicht vergrößert wird; abgesehen davon scheinen doch beson dere Strukturen zur Befestigung der Samen im Fruchtknoten deshalb recht überflüssig zu sein, weil sie bei der überwiegenden Mehrzahl der Samenpflanzen fehlen. Wurden nun früher die in Rede stehenden Gebilde unter dem Namen Retinakeln für die Anheftung des Samens in Anspruch genommen, so kam man später dazu, sie für das Gegenteil, zur Samenausschleuderung, zweckdienlich sein zu lassen. Lindau, der die Acanthaceen im Engler-Prantl bearbeitet hat, meint, die Funktion dieser Organe als Schleudermechanismen sei jetzt sicher erkannt und schlägt deshalb statt der widersinnigen Bezeichnung Retinakeln den Namen Jakulatoren vor. Lindau erwähnt, durch den hakenartig gekrümmten Funiculus, der gewissermaßen als Gleitschiene funktioniere, werde erreicht, daß die in der Frucht enthaltenen Samen beim Aufreißen der Kapsel nach zwei verschiedenen Richtungen ausgeschleudert würden. Ich kann mir nicht vorstellen, was dazu die hakenförmige Krümmung des Funiculus beitragen solle. Auch ohne sie müßten die Samen nach zwei verschiedenen Richtungen weggeschleudert werden und damit selbstverständlich die daran befestigten Samen. Vielleicht suchte man bei Acanthus auch deshalb nach besonderen Einrichtungen zur Ausschleuderung der Samen, weil hier die Strecke, die die Samen durchfliegen, eine recht beträchtliche ist. Ich fand einmal, daß ein Samen 9 Meter weggeschleudert wurde. Die ganze Kraft stammt aber, wie schon Hildebrand nachwies, von der infolge verschiedener Austrocknungsverhältnisse in Spannung befindlichen Fruchtscheidewand. van Tieghem hat in seiner Arbeit über Fruchtknoten und Samenanlagen der Acanthaceen beschrieben, daß in der Fruchtscheidewand von Acanthus vor der Befruchtung vier Gewebslamellen zu unterscheiden seien. van Tieghem ist sich über die Bedeutung derselben nicht klar geworden, obschon Hildebrand lange vorher die Tätigkeit derselben beim Ausschleudern der Samen erläutert hat.

Die andere Kategorie hierher gehöriger Gebilde findet sich am schönsten bei den Ruellien. An unbefruchteten Samenanlagen ist wenig davon zu bemerken. Denn die „Jakulatoren“ kommen hier erst nach der Befruchtung zur Ausbildung durch einfaches Auswachsen einer schon

an der unbefruchteten Samenanlage gekennzeichneten Partie des Funiculus. Sie sollen bei der Ausschleuderung der Samen eine Rolle spielen; diese Angabe findet sich öfter, nirgends aber entdeckte ich einen Versuch, das zu beweisen. Lindau meint, die Tatsache, daß die Samen der Thunbergioideen nicht ausgeschleudert werden, sei auf den Mangel der Funiculusauswüchse zurückzuführen. Daraus wäre zu folgern, daß die ganz respektable Gewalt, mit der bei den Ruellien die Samenausschleuderung stattfindet, den „Jakulatoren" zu danken wäre. Nichts ist aber unrichtiger als das. Die Funiculusauswüchse sind zu keinerlei Bewegung fähig, die ganze Kraft bei der Ausschleuderung stammt von der merkwürdigen Struktur der Fruchtscheidewand her. Im unbefruchteten Fruchtknoten fallen schon verschiedene Gewebslamellen auf, die später verholzen und beim Anstrocknen sich verschieden stark verkürzen. Die so entstehende Spannung bewirkt die Ausschleuderung der Samen, die angeblichen Jakulatoren haben gar nichts damit zu tun. Es genügt noch auf die Kapsel von Syringa hinzuweisen, die in den Größenverhältnissen der mancher Ruellien gleichkommt und die sich ihrer Samen prompt anch ohne Jakulatoren entledigt. Es fehlt übrigens bei objektiver Betrachtung jegliche Grundlage zu solchen Spekulationen. Denn die unbewiesene Voraussetzung liegt in der Annahme, es müßten Organe und Einrichtungen an den Pflanzen zu finden sein, die eine möglichst weite und zerstreute Verbreitung der Samen garantieren. Es dürfte nicht möglich sein, hierfür einen zwingenden Beweis zu erbringen.

Für die Leitung des Pollenschlauchs kommen die in Rede stehenden Gebilde deshalb nicht in Frage, weil sie da, wo sie typisch entwickelt sind, erst nach der Befruchtung auftreten. Als Reservestoffbehälter können sie auch nicht gut angesehen werden; denn bei ihrer Ausbildung findet kein Wachstum im Sinne einer Zellvermehrung oder eines Zuwachses an organischer Substanz statt; sie werden gebildet durch einfache Streckung der Zellen auf der einen Seite des Funiculus. Diese Zellen enthalten weder Zucker noch Stärke.

Wir kommen also zu dem Resultat, daß keine Veranlassung vorliegt, die als Retinakeln oder Jakulatoren bezeichneten Gebilde mit einem besonderen Namen zu belegen, da sie Auswüchse des Funiculus sind, für die eine besondere Funktion gegenwärtig nicht mit zwingenden Gründen bewiesen ist.

Überblick über die Blütenentwicklung.

Eine vergleichende Betrachtung der bei den einzelnen Formen sich findenden Blütenstände zeigt, daß von den reichverzweigten In-

floreszenzen, wie sie beispielsweise bei Asteracantha vorhanden sind alle Übergänge zu beobachten sind bis zu den einfachen Blütenständen von Acanthus. Bei Asteracantha ist die dichasiale Verzweigung so ausgiebig, daß die Blütezeit auf einen großen Zeitraum verteilt ist Andere Infloreszenzen werden dadurch außerordentlich reichblütig, daß zwar die dichasiale Verzweigung zurücktritt, dafür aber regelmäßig Beisprosse auftreten, wie bei Jacobinia magnifica. Von diesen gehäuften, knäueligen und kopfigen Blütenständen führt die Reihe zu den durch Streckung der Internodien lang gewordenen aber immer noch dichasial verzweigten Blütenständen bei Ruellia und, wenn man die an besser ernährten Pflanzen auftretenden Infloreszenzen berücksichtigt, Cryptophragmium. Hier zeigt sich aber schon, daß die dichasiale Verzweigung unterdrückt werden kann, seltener bei Ruellia, häufiger bei Cryptophragmium. Und von hier ist kein weiter Schritt mehr zu den einfachen, ährigen Blütenständen von Acanthus, Eranthemum und Fittonia.

Interessant ist die Betrachtung der Symmetrieverhältnisse innerhalb der Blütenstände. Goebel hat in den Entfaltungsbewegungen die allgemeinen Symmetrieverhältnisse der Acanthaceen erläutert. Danach sind je zwei von den vier durch die dekussierte Blattstellung zustande kommenden Orthostichen gefördert, so, daß das geförderte Blatt eines Blattpaares mit dem geförderten des nächsthöheren oder nächstniederen Blattpaares einen rechten Winkel bildet. In den Blütenständen gibt es Fälle, wo sich der Unterschied zwischen geförderten und geminderten Orthostichen nur durch eine unbedeutende Differenz im Entwicklungszustand zweier auf gleicher Höhe stehender Blüten äußert, so z. B. Acanthus. Andererseits kommen Blüten und im Anschluß daran Teilinfloreszenzen bei Sanchezia nur auf den geförderten Orthostichen zur Ausbildung. Da diese rechtwinklig gekreuzt sind und die ebenfalls rechtwinklig gekreuzten und mit den geförderten Orthostichen rechte Winkel bildenden geminderten Orthostichen innerhalb der Infloreszenz weder Blätter noch Blüten bilden, wird diese auffallend einseitswendig. Zu diesem Verhalten gibt es auch wieder Übergänge. Bei Asteracantha geht die Verzweigung der Teilinfloreszenzen auf den geförderten Orthostichen weiter als auf den geminderten, das gleiche gilt von Ruellia.

Die vergleichende Betrachtung des Kelchblattkreises ergibt, daß bei der Mehrzahl der Arten deutliche Förderung im adaxialen Teil vorliegt. Extrem gesteigert ist sie bei Crossandra und Eranthemum albomaculatum, da an dieser Stelle zwei Anlagen erscheinen. In anderer Weise, d. h. durch auffallende Größe und das zeitliche Vorauseilen des hinteren Kelchblatts, zeigt sich die Förderung im adaxialen Teil bei

Acanthus und Aphelandra. Auch Sanchezia, Asteracantha und Fittonia haben ein adaxiales Kelchblatt, dem ein größerer Raum am Vegetationspunkt zugewiesen ist als den übrigen Sepalen. Auch hier wird das adaxiale Blatt zuerst sichtbar, ebenso wie bei Dipteracanthus, Ruellia und Hemigraphis, wo allerdings die Basis, mit der das Kelchblatt dem Vegetationspunkt aufsitzt, nicht mehr auffallend breiter ist. Hier reihen sich dann Formen an, wo zeitliche Differenzen in der Anlage, wenn überhaupt vorhanden, nur sehr wenig ausgesprochen sind und auch die Größenverhältnisse ziemlich einheitlich scheinen: Eranthemum tuberculatum und Beloperone plumbaginifolia. Dann kommen Arten mit ausgesprochener Reduktion des Kelchs im adaxialen Teil: Strobilanthes und Daedalacanthus, wo das hintere Kelchblatt als letztes Glied der äußeren Blütenhülle erscheint. Im Blumenblattkreis liegen einheitlichere Verhältnisse vor. Es finden sich alle Übergänge zwischen der kaum zweilippigen Blüte von Ruellia Blumii, Eranthemum tuberculatum u. a. bis zu der ausgesprochenen Dorsiventralität bei Beloperone, Crossandra und Acanthus.

Interessanter gestaltet sich eine vergleichende Betrachtung des Androezeums. Fünf fertile Staubblätter werden nach der Literatur nur bei Pentstemonacanthus ausgebildet, sonst finden sich nur vier und ein Staminodium oder noch weniger. Fünfgliedrige Anlage des Androezeums ist aber bei der Mehrzahl der untersuchten Formen festzustellen: Ruellia, Crossandra, Eranthemum, Asteracantha, Thunbergia, Sanchezia, Strobilanthes, Aphelandra, Hemigraphis legen alle fünf Staubblätter an und haben im ausgebildeten Zustand nur vier. Das adaxiale verkümmert. Die vier fertilen Staubblätter sind häufig von verschiedener Größe, und zwar sind die abaxialen die größeren. Wenn die Reduktion der Staubblätter auch das hintere Paar der fertilen ergreift, dann äußert sich das in einem auffallenden Zurückbleiben, wenn auch, wie bei Barleria, noch einige Pollenkörner zur Ausbildung kommen. Barleria legt auch das fünfte, adaxiale Staubblatt an, das zu einem kleinen Staminodium auswächst. Von da ist kein großer Sprung zu den Verhältnissen bei Daedalacanthus; hier wird das fünfte Staubblatt in der Mehrzahl der Fälle nicht mehr angelegt, die zwei hinteren Staubblattanlagen liefern häufig Staminodien, die abaxialen sind immer fertil. Bei Fittonia und Dipteracanthus kommen zwar zwei hintere Staubblätter zur Anlage, verkümmern aber bald. Hier reihen sich die Formen an, die sowohl in der Anlage, wie auch im ausgebildeten Zustand zwei Staubblätter besitzen, und zwar liegen diese immer auf der abaxialen Seite: Peristrophe, Beloperone violacea, Cryptophragmium und

Jacobinia. Dabei ist auffallend, daß der Vegetationspunkt bei diesen Arten nach Ausgliederung des Androezeums verhältnismäßig viel größer ist als bei den Formen mit vier und fünf Staubblättern. Man gewinnt so den Eindruck, daß die Anlagen weder aus Platzmangel, noch wegen Mangels an plastischem Material, sondern aus anderen, vorderhand der Untersuchung nicht zugänglichen Ursachen unterdrückt werden.

Vergleicht man mit diesen Ergebnissen die Verhältnisse bei den Labiaten, so zeigt sich, daß im Prinzip ganz ähnliche Reihen sich ergeben. Nach den Untersuchungen von Lang wird überall der Kelch von hinten nach vorne absteigend angelegt. Zuerst erscheint das adaxiale Kelchblatt bei Ajuga, Teucrium, Scutellaria, Glechoma u. a., während es bei Melittis melissophyllum ganz unterdrückt wird. Was den Staubblattkreis anlangt, so werden bei Ocimum fünf angelegt, die Mehrzahl hat vier, Salvia und Rosmarinus zwei. Bei den Scrophulariaceen hat Eichler in seinen Blütendiagrammen eine Reihe aufgestellt, die alle zu erwartenden Übergänge zeigt von Bacopa mit fünf gleichgroßen Staubblättern, bis Veronica und Micranthemum, wo nur zwei Staubblätter angelegt und ausgebildet werden. Ferner finden sich, wie es scheint, bei den Scrophulariaceen analoge Verhältnisse im Kelchblattkreis. Bei Linaria und Mimulus entsteht das adaxiale Kelchblatt vor den anderen. Dann folgen die lateralen, schließlich die abaxialen. Bei anderen Formen treten die vorderen zuerst auf, dann folgt das adaxiale (Schumann, Muth). Bei Digitalis äußert sich die Reduktion darin, daß im ausgebildeten Zustand das adaxiale Kelchblatt das kleinste ist. Und am Ende der Reihe stehen Veronica-Arten mit vierblättrigem Kelch ohne eine Spur des fünften Blattes (Fischer).

Überblick über die Samenentwicklung.

Den Samenanlagen aller untersuchten Formen ist gemeinsam ein relativ dickes Integument, das gewissermaßen als Speicher für Baustoffe in Betracht kommt. Wie die Entwicklungsgeschichte beweist, hat Baillon unrecht, wenn er die Samenanlagen als integumentlos bezeichnet. Die Mikropyle kann im ausgebildeten Zustand fehlen, das kommt aber immer erst nachträglich zustande. Was den Inhalt des Embryosacks zur Blütezeit anlangt, so verhalten sich die Antipoden ganz verschieden. In der Mehrzahl der Fälle sind von ihnen nur mehr offenbar funktionsunfähige Reste vorhanden. Bei Aphelandra dagegen nehmen sie in respektabler Ausbildung einen großen Teil des Embryosacks ein und bleiben in der Form eines Haustoriums noch lange erhalten. Daß etwas ähnliches für die Synergiden möglich ist, geht aus

den von Billings für Calendula geschilderten Tatsachen hervor, wo eine Synergide zugrunde geht und die zweite ein Haustorium liefert. Wahrscheinlich gilt dies auch für Aphelandra.

Zur Embyroorientierung ist zu sagen, daß sie ursprünglich in allen Fällen normal ist. Eine Verschiebung aus dieser Lage ergibt sich bei Acanthus durch den stark gekrümmten Verlauf des Embryosacks, kleinere Verschiebungen finden sich fast überall. Ein Embryoträger kommt bald zur Ausbildung, bald fehlt er. Das kann nicht wundernehmen, da der Suspensor in der gleichen Gattung bald vorhanden ist, bald fehlt (Corydalis nach Goebel). Wenn er zur Entwicklung kommt, wie bei Ruellia, Strobilanthes, Cryptophragmium, dann werden seine ältesten Zellen bald zu Haustorialzellen umgebildet, indem die schon mehrfach angegebenen Veränderungen auftreten. Die Entwicklung dieser Embryohaustorien gestattet eine Bemerkung über die von Schmid vermutete Art der Entstehung der Haustorien. Schmid gibt für die Endospermhaustorien der Scrophulariaceen an, daß die Umbildung von Endospermzellen zu Haustorialzellen eine Folge von Hypertrophieen sei, die zu krankhaften Veränderungen führten. Für die Embryohaustorien der Acanthaceen ist ein derartiger Erklärungsversuch unmöglich, da die Mikropyle keineswegs eine Stelle ist, zu der ein lebhafter Zustrom von Baustoffen erfolgt. Außerdem spricht auch das bei Acanthus auftretende Haustorium gegen diese Erklärung. Chalazahaustorien sind bei allen untersuchten Formen vorhanden. Der Höhepunkt der Tätigkeit der beschriebenen Haustorien fällt in die Zeit der ersten Hälfte der Samenentwicklung. Übrigens findet Nahrungsaufnahme aus dem Integument an der ganzen Oberfläche des Endosperms statt, ebenso wie auch der Embryo mit seiner ganzen Oberfläche das Endosperm zur Auflösung bringt. Angesichts dieser Tatsachen ist es mir unverständlich, wieso Schmid, allerdings mit Bezug auf die vielumstrittene Funktion des Tapetums, zu der Behauptung kommt, es sei an und fürsich höchst unwahrscheinlich, daß die gleiche Zelle drei ganz verschiedene Fermente erzeuge.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat Professor Dr. von Goebel, auf dessen Anregung und unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit entstand, für sein ständiges, wohlwollendes Interesse und sein freundliches Entgegenkommen meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Literatur.

Balicka-Iwanowska, Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certain Gamopétales. Flora 1899.

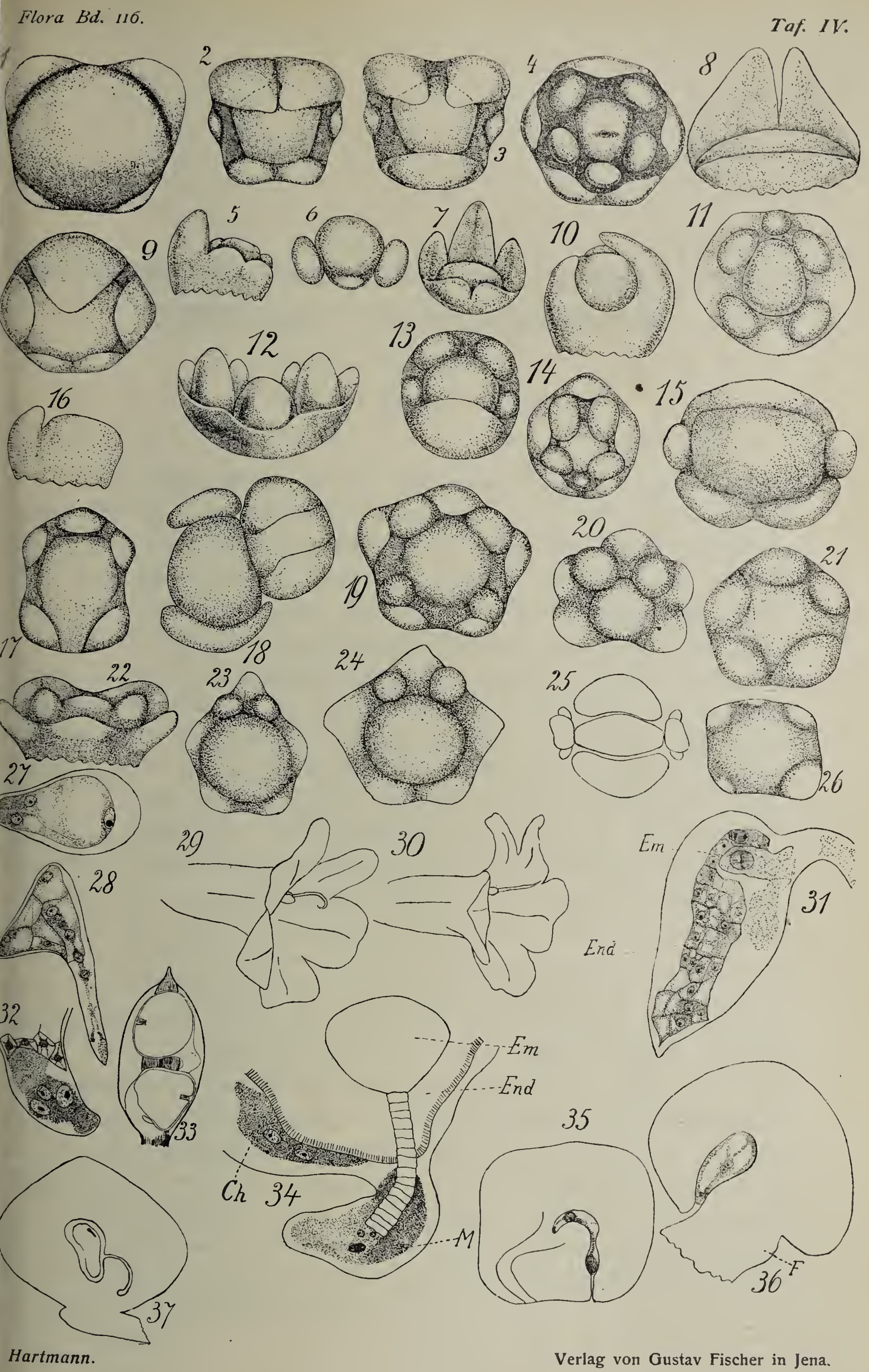
Burck, W., Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. Recueil des travaux botaniques néerlandais 1906.
Eichler, Blütendiagramme.
Fischer, Zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Veronicablüte. Zeitschrift f. Botanik 1920.
Goebel, Organographie.
Ders., Entfaltungsbewegungen der Pflanzen.
Hofmeister, Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abhandl. d. math.-phys Klasse d. kgl. sächs. Ges. d. Wissensch. 1859.
Ders., Embryobildung der Phanerogamen Pringsheims Jahrbücher 1858.
Huß, Beiträge zur Morphologie der Antipoden. Beih. z. bot. Zentralbl. 1906, XX.
Lang, Zur Blütenentwicklung der Labiaten, Verbenaceen, Plantaginaceen. Bibl. bot. 1906, Heft 64.
Lindau, Acanthaceen in Engler-Prantl.
Payer, Organogénie.
Planchon, De l'ovule et de la graine des Acanthes. Ann. de sc. nat. III. S., Vol. IX.
Ritzerow, Kleistogame Blüten. Flora 1908.
Schaffnit, Beiträge zur Anatomie der Acanthaceensamen. Beih. z. bot. Zentralbl. 1906, XIX.
Schmid, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Scrophulariaceen. Beih. z. bot. Zentralbl. 1906, XX.
Scott, Dimorphism in Eranthemum. Journal of Botany.
v. Tieghem, Structure du pistil et de l'ovule, du fruit et de la graine des Acanthes. Ann. d. sc. nat. Série 9, 1908.
Wichura, Über die Stellungsverhältnisse der Knospen von Acanthaceen. Flora 1846.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV.

Nr.
1. Kelch von Crossandra undulaefolia ohne laterale Kelchblätter.
2. Kelch v. Eranthemum albo maculatum.
3. Kelch von Eranthemum Lindeni.
4. Aphelandra aurantiaca, Kelch entfernt.
5. Kelch von Ruellia rosea von der Seite.
6. Sanchezia nobilis, Vegetationspunkt mit zwei Vorblättern und dem adaxialen Kelchblatt.
7. Kelch von Hemigraphis colorata.
8. Kelch von Aphelandra aurantiaca von der adaxialen Seite.
9. Kelch von Asteracantha longifolia.
10. Vorblätter und Blütenvegetationspunkt von Asteracantha longifolia.
11. Thunbergia mysorensis ohne Kelch.
12. Acanthus longifolius ohne Kelch von der adaxialen Seite.
13. Kelch von Sanchezia nobilis.
14. Asteracantha longifolia, Kelch entfernt.
15. Kelch von Acanthus montanus.
16. Dipteracanthus Schauerianus von der Seite.
17. Kelch von Schaueria calycotricha.
18. Infloreszenzscheitel von Peristrophe.
19. Beloperone plumbaginifolia ohne Kelch.
20. Beloperone violacea ohne Kelch.
21. Kelch von Jacobinia Pohliana.
22. Peristrophe ohne Kelch von der abaxialen Seite.
23. Cryptophragmium zeilanicum ohne Kelch.

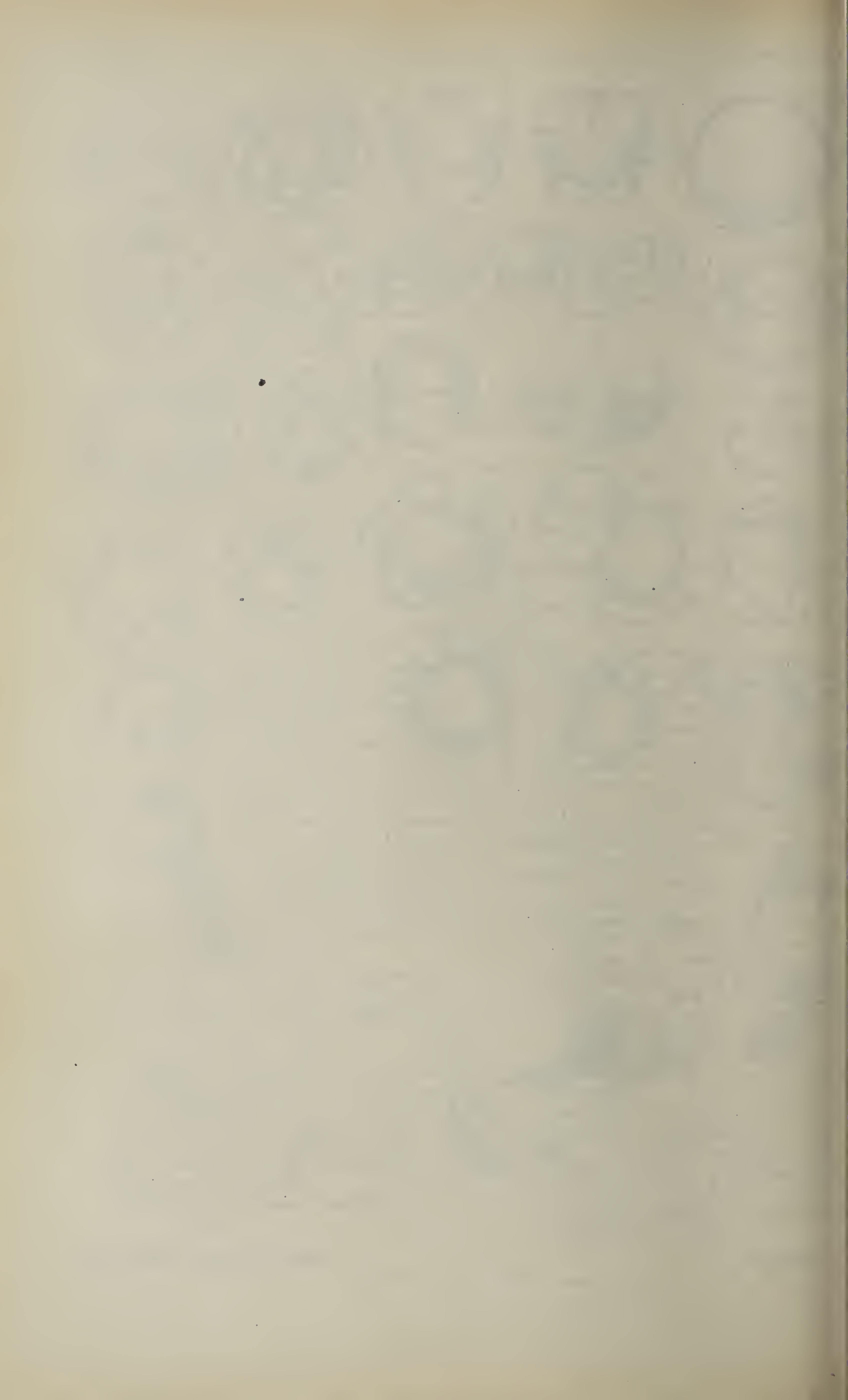
Nr.
24. Kelch von Fittonia gigantea.
25. Beloperone violacea; das von der Blütenstandsachse aus rechts gelegene Kelchblatt jeder der zwei Blüten wird zuerst sichtbar.
26. Kelch von Daedalacanthus nervosus.
27. Eiapparat von Acanthus longifolius.
28. Embryosack mit Embryo, Embryoträger und Endosperm von Crossandra undulaefolia.
29. Blüte von Hemigraphis colorata, Narbe ungereizt.
30. Blüte von Hemigraphis colorata, Narbe gereizt.
31. Acanthus longifolius. Basaler Teil des Embryosackes nach Ankunft des Embryo *Em* im Endosperm *End.*
32. Chalazahaustorium von Aphelandra aurantiaca.
33. Längsschnitt durch die Frucht von Acanthus longifolius.
34. Strobilanthes glabratus. M = Mikrophylarhaustorium, Ch = Chalazahaustorium.
35. Schnitt durch die Samenanlage von Crossandra undulaefolia.
36. Schnitt durch die Samenanlage von Ruellia ventricosa. F = Anlage des Jaculators.
37. Embryo-Orientierung von Acanthus longifolius.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.



Hartmann.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Entwicklung, Bau und Leben der Euphorbia radians Benth., einer knollentragenden Art.

Von **Karl Reiche**-Mexiko.

Mit 7 Abbildungen im Text.

1. In einem Lande, dessen günstiges Klima zu keiner Zeit des Jahres das Pflanzenleben unterbricht oder gar ausschließt, ist es willkürlich und daher ziemlich gleichgültig, ob man mit dem ersten Blühen dieser oder jener Art den Eintritt einer bestimmten Jahreszeit festlegen will. Für diese Kraut- und Strauchsteppe, welche durch ihre räumliche Ausdehnung die augenfälligste und darum wichtigste Vegetationsformation in der Umgebung der Stadt Mexiko darstellt, und deren Pflanzenleben im Dezember sich nur durch das verspätete Blühen einiger weniger Arten bekundet, kann man immerhin mit einigem Rechte die Anfang Januar erfolgende erste Blüte der Euphorbia radians Benth (Plant. Hartweg. pg. 8 et 20) als erste Regung der Frühlings-Vegetation ansehen. Dieses erste Lebenszeichen dürfte aber, in der gegebenen Jahreszeit, weder durch Zunahme der Temperatur noch der Feuchtigkeit bedingt sein — möglicherweise hängt es mit inneren Reifezuständen innerhalb der Reservestoffbehälter zusammen. Dabei ist zu bedenken, daß die sehr tief liegenden Wurzelknollen das ganze Jahr hindurch einige Bodenfeuchtigkeit zur Verfügung haben. Diese phänologische Feststellung würde nun aber schwerlich eine eingehendere Behandlung dieses Gewächses rechtfertigen; es kommen jedoch weitere, und zwar so interessante Züge im Bau und Leben dieser Art hinzu, daß ihre Einzeldarstellung sich verlohnt, — wie denn überhaupt die biographische Schilderung von Typen außereuropäischer Floren eine für das botanische Gesamtwissen wertvolle Ergänzung unserer immer noch zu sehr auf europäischen Zuständen und Anschauungen beruhenden Wissenschaft abgibt. Und so trägt denn auch Euphorbia radians, die im folgenden zu behandeln ist, manch fremdartigen Zug in das Lebensbild unserer europäischen Euphorbien hinein.

2. Aus dem unschönen Graugelb der winterlichen Steppe brechen vom Anfang des Jahres an hier und da vereinzelte, niedrige Sträuße unregelmäßig cymös verzweigter Stengel hervor, deren typische Cyathien von einem strahlenden Kranze milchweißer oder rötlich überlaufener linearer Hochblätter umgeben sind und dadurch eine entfernte Ähnlichkeit mit Edelweißstengeln erhalten (Fig. 1). Dieser sympathische Eindruck wird verstärkt durch das Fehlen der grünen Blätter, da die Laubsprosse erst später erscheinen, sei es, daß es sich um lediglich Laubblätter tragende Sprosse handelt, sei es, daß aus zunächst nur blühenden Trieben nachträglich laubtragende hervorbrechen; und zwar blühende in der Trocken-, belaubte in der Regenzeit. Ausnahmsweise finden sich

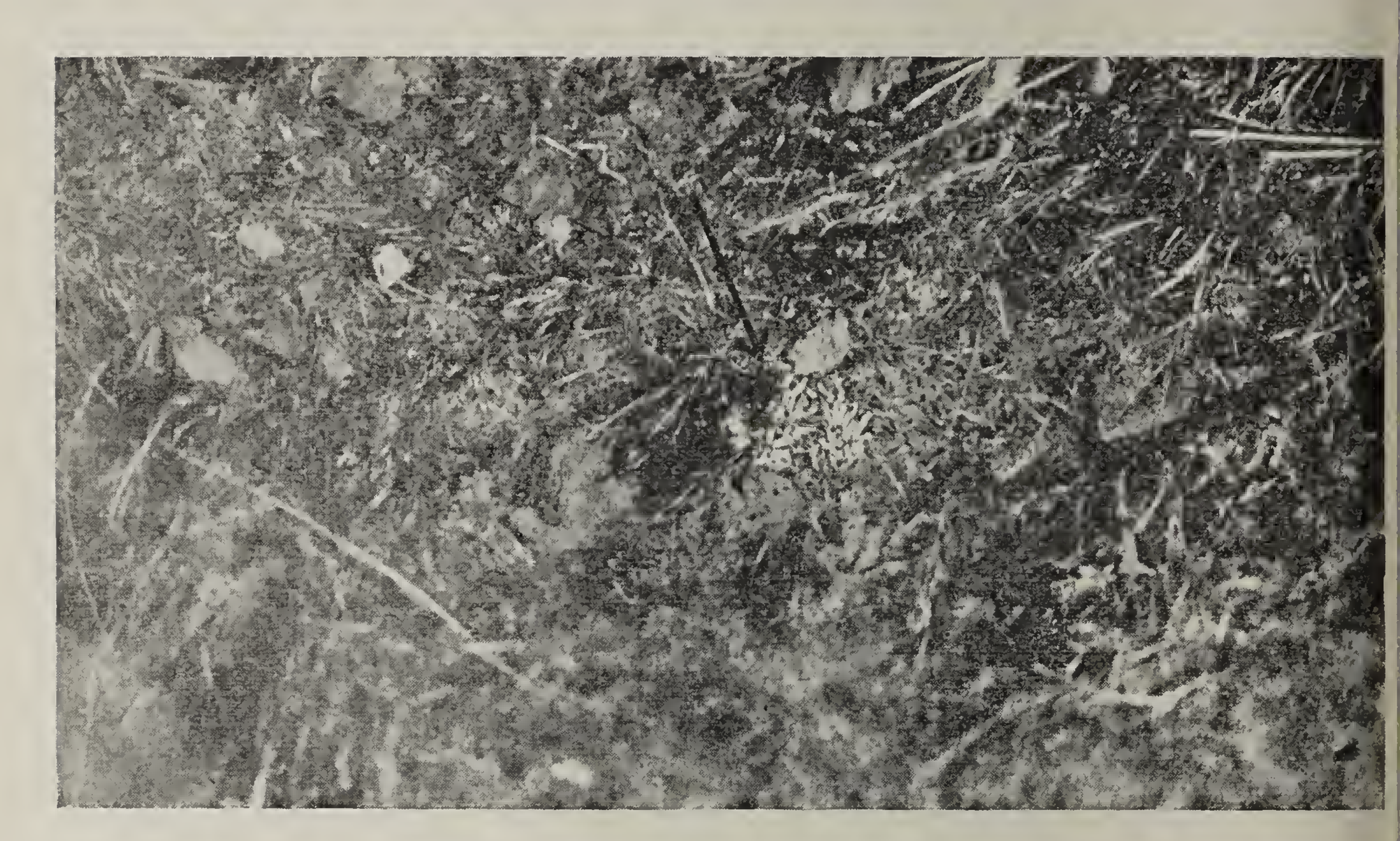


Fig. 1. Euphorbia radians, blühend.

beide zugleich. Insofern als die Blütensprosse durch das Cyathium abgeschlossen werden, unter welchem dann seitlich beblätterte Zweige hervorbrechen, ist die Sproßverkettung des ganzen Stockes als sympodial zu bezeichnen (Fig. 2). Jenes der Laubentwicklung vorangehende Blühen ist auch sonst nicht selten hier zu bobachten: Senecio praecox, Eranthemum praecox, Arten von Zephyranthes, Sprekelia, Spiranthes usw. sind geläufige Beispiele. Die lineal-lanzettlichen Blätter sind abwechselnd gestellt und zumal auf der Unterseite mit einfachen, nach der Basis zu verdickten Haaren besetzt. Sie sind längs der Mittelrippe gefaltet. Die gestreiften Außenflächen der Epidermis sind unbenetzbar; ihre mattgrüne Farbe wird durch die

tonnenförmige Hervorwölbung ihrer Zellen bedingt. Die schief aufwärts gerichteten Spreiten sind angedeutet isolateral gebaut, aber oberwärts doch mit dickerem Palisadengewebe als unterwärts. Die Spaltöffnungen liegen in der Fläche der beiderseitigen Epidermen. Die Milchröhren erstrecken sich zumal in der Umgebung des Phloëms der Mittelrippe. — Der beblätterte und der blütentragende Sproß sind im wesentlichen übereinstimmend gebaut. Das unter der Epidermis liegende Rindenparenchym enthält zahlreiche Milchröhren; am Außenrande des Phloëms stehen Bastgruppen, die in älteren Stengeln ± zu einem Vollringe zusammenschließen. Im blühenden Triebe scheinen die Phloëme, im beblätterten und eine längere Zeit ausdauernden die Bastbündel eine stärkere Entwicklung zu erfahren, — aus naheliegenden Gründen. Um die Außenseite der Bastbündel zieht sich eine Stärkescheide. Mit zunehmendem Dickenwachstum wird die Zahl der Milchröhren im Rindenparenchym vermehrt; übrigens ist Milchsaft auch in manchen der kurzgliedrigen Gefäße enthalten. Durch Zusatz von $FeCl_3$ wird er dunkler, führt also etwas Gerbstoff. Dieser dürfte auch senkrecht übereinander gestellten Zellen des Rindenparenchyms ihre schwärzliche Färbung verleihen. Die Viskosität des Milchsaftes läßt auf Kautschuk schließen. — An der Innen-

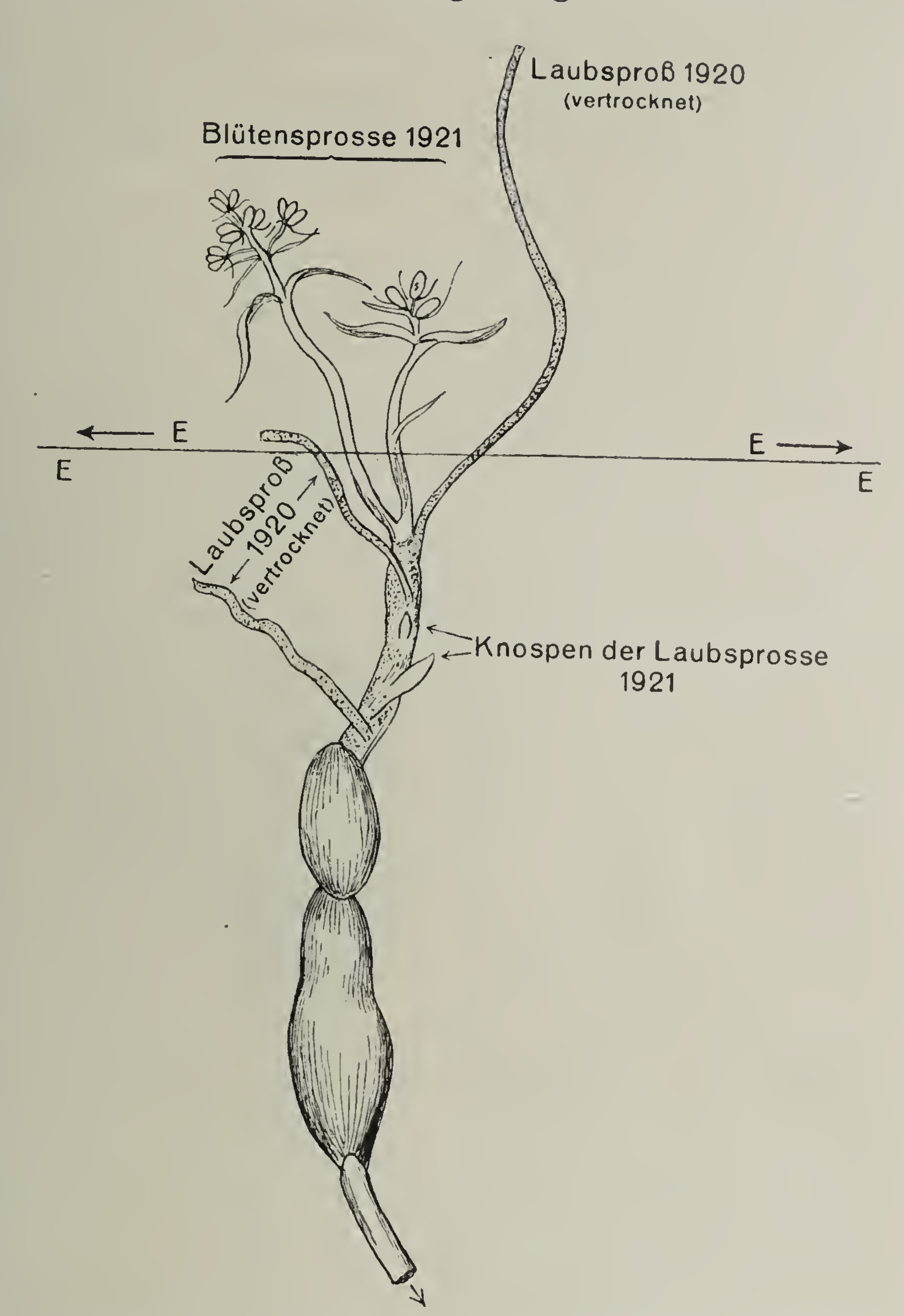


Fig. 2. Oberer Teil eines blühenden Stockes. Die 1920 gebildeten Teile punktiert. Blütenstand schematisch. *EE* Erdboden.

seite des Holzkörpers springt eine Zone klein- und dünnzelligen Cambiforms weit in das Mark vor; man möchte sie für ein intraxyläres Phloëm halten, wenn Siebröhren darin zu erkennen wären. Bei Euphorbia campestris und E. pulcherrima ist diese Zone nicht zu bemerken.

3. Die Wurzel[1]) ist das mächtigste Organ unserer Pflanze. Sie besteht aus einem oder mehreren, durch dünne cylindrische Stücke von einander getrennten, kugeligen oder wurstförmigen Knollen, welche von

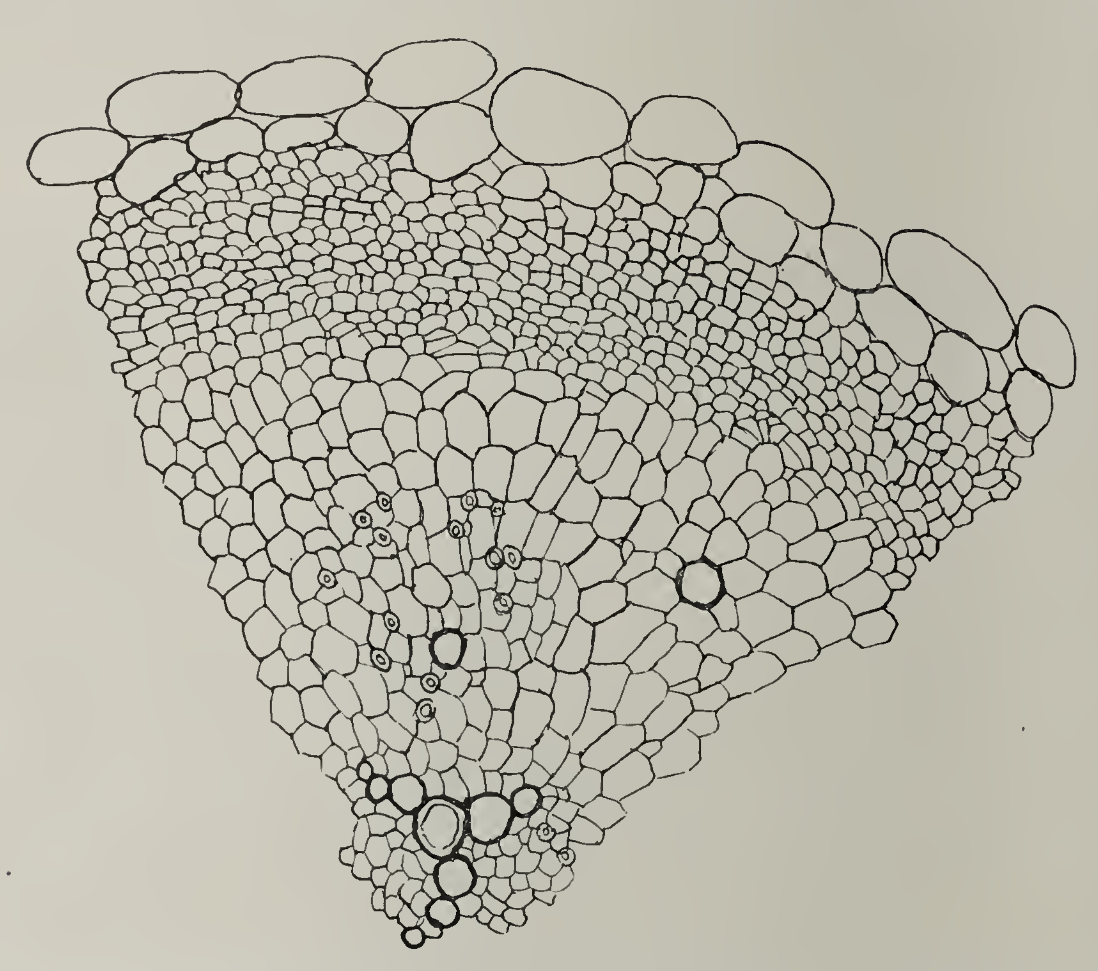


Fig. 3. Stück aus dem Querschnitt einer jungen Wurzel. Erklärung im Text.

einem braunschwarzen, rissigen Periderm bedeckt sind und 30 bis 75 cm tief im Boden liegen (Fig. 2). Ihre Masse übertrifft die der oberirdischen Organe um ein beträchtliches, eine bei Wüsten- und Steppenpflanzen geläufige Erscheinung, für welche gerade die Pflanzenwelt des mittleren Mexikos zahlreiche Beispiele liefert. Wurzeln mit abwechselnd dünnen und verdickten Teilen finden sich hier auch sonst nicht selten: Jonidium, Sechium edule, der Eriodendron-Baum. Der Querschnitt der entwickelten Wurzel, zwischen zwei Anschwellungen untersucht, zeigt radial gestellte, aus weiten Gefäßen, Libriformfasern

1) Über den Bau der Euphorbiaceen-Wurzeln sind in den Arbeiten von Pax (Natürl. Pflanzenfam.) und Solereder keine Einzelangaben vorhanden, nicht einmal über die von Manihot. — Nach dankenswerter Mitteilung des Herrn Prof. Pax gibt es keine Literatur über Wurzelknollen von Euphorbia.

und Vasalparenchym bestehende Streifen, welche mit ebenfalls radial gerichteten Parenchymstreifen abwechseln. In der Mitte befindet sich häufig ein großes Gefäß. Um diesen zentralen Strang erstreckt sich eine cambiale und darauf weiter nach außen folgend eine Phloëmzone. Zahlreiche Milchröhren durchziehen das Rindenparenchym. In der knolligen Anschwellung geht die radiäre Anordnung der Gefäßplatten dadurch verloren, daß das Cambium regellos vereinzelte und gruppenweise zusammenstehende Gefäße verschiedener Richtung und ein sehr mächtiges Parenchym in zentripetaler Folge abscheidet. Letzteres ist reichlichst mit Stärke gefüllt. Ihre Körner sind von verschiedener Größe, und dabei einfache, Zwillinge oder Drillinge bzw. deren Bruchstücke mit gerader innerer Begrenzungs- und spitzkugel- oder glockenförmiger Außenfläche, im Inneren häufig mit sternförmiger Zentralspalte. Es ist dies also die typische Euphorbiaceen-Stärke, wie sie von Vogl für Manihot utilissima[1]) abgebildet wird.

Nach dem Vorstehenden weicht der Bau unserer Euphorbia-Wurzel beträchtlich von dem typisch radiären Bau anderer Wurzeln ab, stimmt aber mit dem von Solereder (Nachtrag zum Hauptwerk, p. 187) für Thrincia tuberosa DC. und dem von mir für Senecio praecox[2]) festgestellten überein, also mit dem an zwei fleischigen Wurzeln ermittelten Verhalten, dem sich alsdann unsere ebenfalls fleischige Euphorbia-Wurzel anschließen würde. Immerhin erschien eine entwicklungsgeschichtliche Klarlegung des Sachverhaltes erwünscht. Es wurden zu diesem Zwecke einige der im März und April 1921 gesammelten Samen am 23. Mai desselben Jahres in einen Blumentopf ausgesäet, welcher mit der einem natürlichen Standort entnommenen Erde gefüllt war. Schon am 1. Juni keimten die Samen auf; die beiden eiförmigen Kotyledonen kamen über die Erde, zunächst von der glasigen Innenschicht der Testa wie von einer Haube bedeckt. Der unterste Teil des hypokotylen Gliedes war etwas verdickt. Am 18. Juni wurden zwei Keimpflanzen dem Boden entnommen; ihre Primärblätter waren noch nicht entfaltet, dagegen hatten die fadendünnen Hauptwurzeln schon die Länge einiger Zentimeter erreicht und die ersten Seitenwurzeln getrieben (Fig. 4). Die Hauptwurzel einer solchen jugendlichen Keimwurzel ist tetrarch gebaut, mit radial wechselnden Xylemen und Phloëmen. Aber letztere — Siebröhren konnten allerdings bei der winzigen Kleinheit der Objekte nicht mit Sicherheit erkannt werden —

1) Die wichtigsten Nahrungs- und Genußmittel, p. 185, Fig. 162.
2) Flora 1921, Bd. CXIV, p. 259.

erstrecken sich seitwärts über die Xylemstreifen hinaus, so daß schon in diesem frühen Jugendzustand eine meristematische Zone ringförmig den gesamten Zentralstrang umgibt. Eine das frühzeitig beginnende Dickenwachstum einengende Endodermis ist nicht vorhanden (Fig. 3). Vielleicht dürfte es sich



Fig. 4. Keimpflanze, mit den Keimblättern und der beginnenden Verdickung der Wurzel.

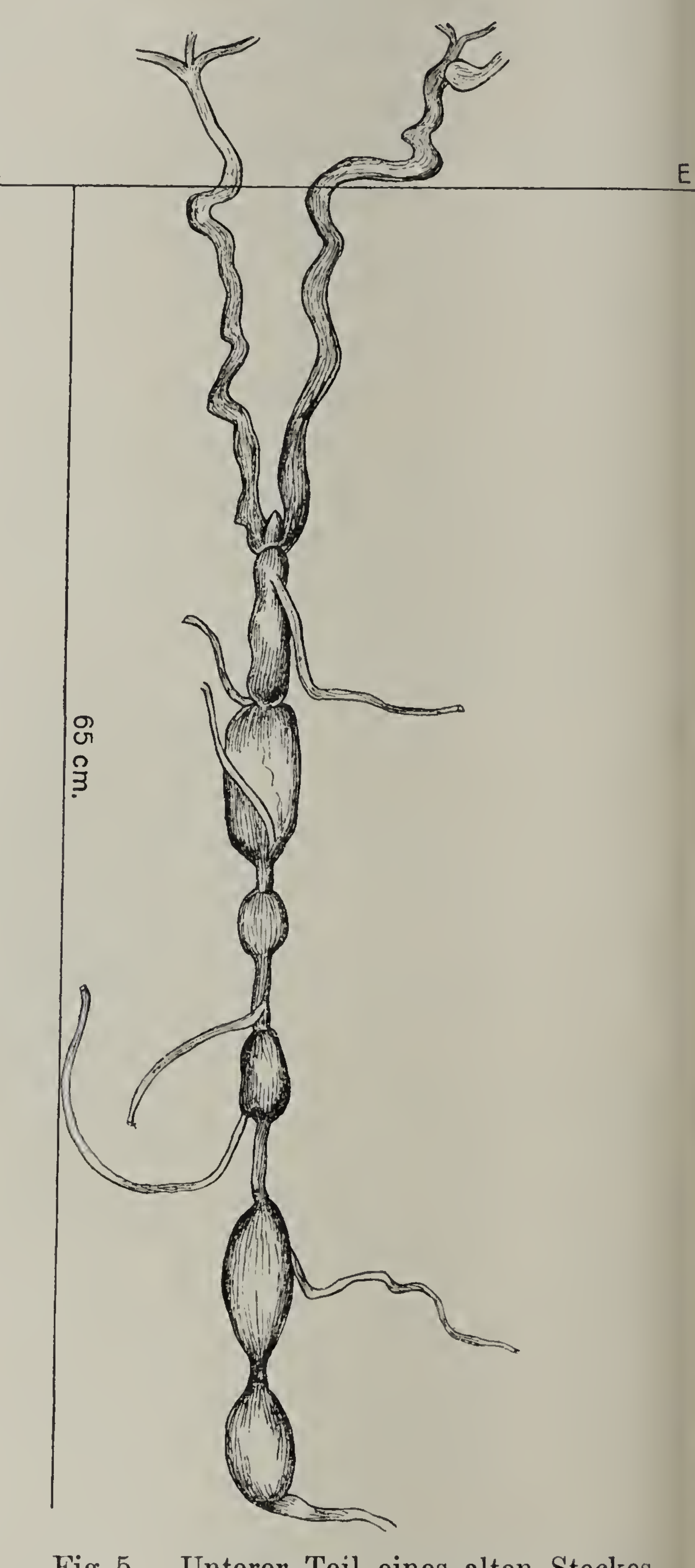


Fig 5. Unterer Teil eines alten Stockes.

empfehlen, in den Lehrbüchern der botanischen Histologie auf diese vom Typus abweichenden Verhältnisse hinzuweisen. — An Exemplaren, die am 3. August dem Blumentopf entnommen wurden, waren die Wurzeln fast bis zu dessen Grunde vorgedrungen und

an ihrem unteren Ende knollig verdickt; Durchmesser 5 mm; sie waren mit büschelig gestellten Seitenwurzeln versehen. In der freien Natur benutzen sie den durch die ausgiebigen Sommerregen erweichten Boden, um rasch in die Tiefe vorzudringen. Die nächste Probe wurde am 17. Oktober ausgenommen. Die Wurzeln hatten den Grund des Topfes nunmehr erreicht, die eine mit einer einfachen, die andere mit einer doppelten, durch ein dünnes Stück getrennten Knolle (Fig. 6). Daraus geht hervor, daß in derselben Vegetationsperiode nicht nur eine einzige Knolle gebildet zu werden braucht. Manchmal waren auch die Nebenwurzeln knollen- oder wurstförmig angeschwollen. Welche Umstände die Knollen überhaupt entstehen lassen, ist unbekannt, und die Frage wird durch deren mehrfache Bildung im selben Jahr noch mehr verwickelt. Da sie der Stärkespeicherung dienen, so scheint die Annahme, daß die reichliche Produktion von Stärke ihre Ausbildung hervorruft, als die nächstliegende; damit wäre aber nicht die mehrfache Erzeugung von Knollen im selben Jahr verständlich gemacht, da diese dann ebenfalls verschieden starken Perioden der Stärkebildung entsprechen würde; aber die Ausdehnung der assimilierenden Blattflächen blieb in meinen Kulturen seit August nahezu dieselbe. Zur Ergründung der ursächlichen Faktoren der Knollenbildung wurden nun am 28. Januar

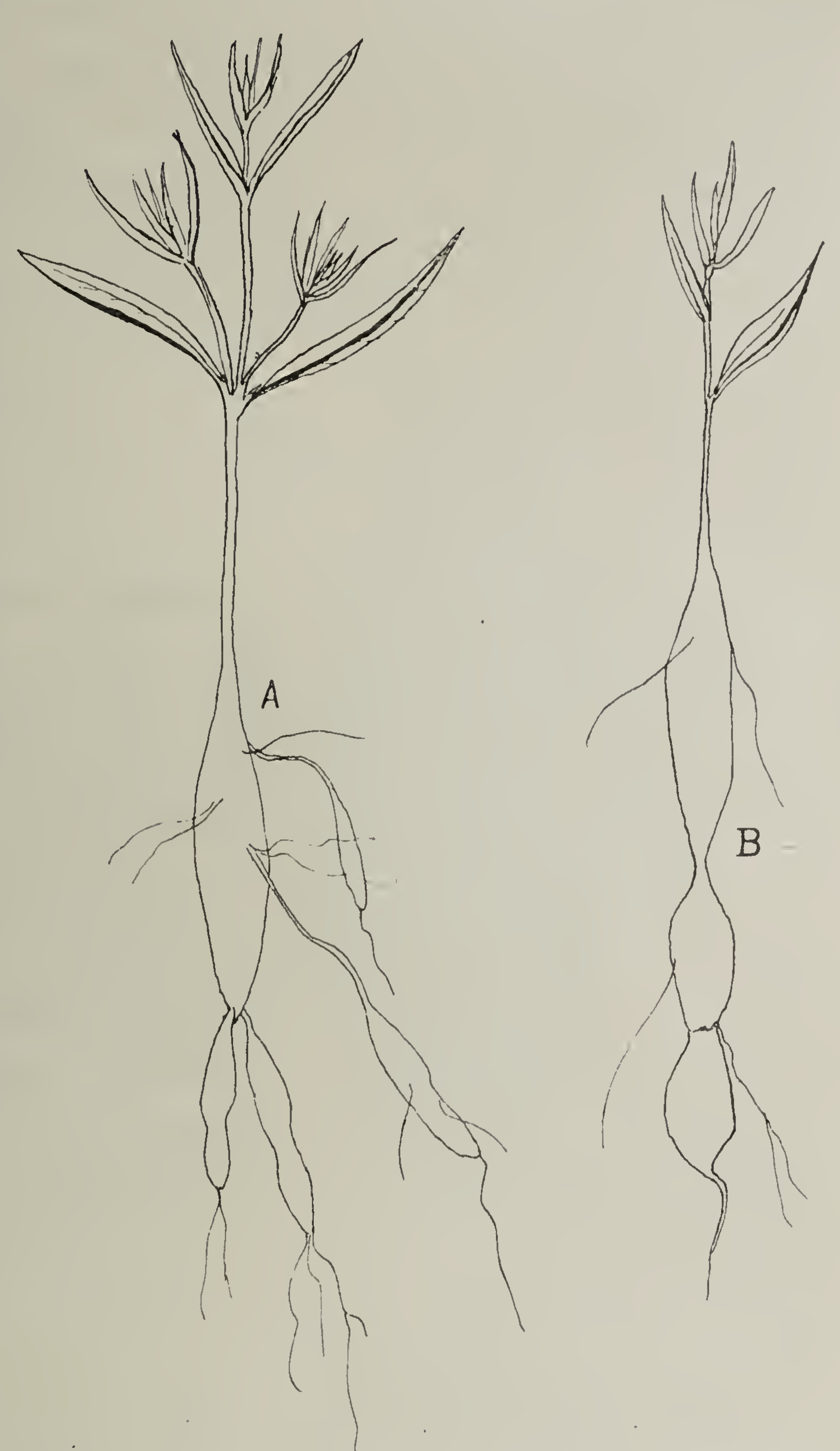


Fig. 6. *A* und *B* zwei junge Pflanzen mit Wurzelknollen. Erklärung im Text.

1922 einige der im Vorjahre geernteten Samen in ausgekochten Sägespänen zum Keimen gebracht und die Pflänzchen, nachdem ihre Wurzeln einige Zentimeter lang geworden waren, in Nährlösung weiter gezogen. Sie gediehen — abgesehen von einer schwachen, auch durch weiteren Eisenzusatz nicht zu hebenden Chlorose — ganz leidlich darin, hatten aber bis Ende Mai zwar zahlreiche Nebenwurzeln, aber noch keine knollige Anschwellung gebildet. Sollte demnach in der Berührung der Wurzel mit dem festen Erdboden ein knollenbildendes Moment — wenn auch nicht das einzige — liegen? Übrigens entwickelten die jungen Pflanzen reichliche, verkürzte Seitentriebe bereits aus den untersten Blättern, möglicherweise als Korrelat zur unterdrückten Knollenbildung. — Aus den vorstehenden Ausführungen ergibt sich, daß im Entwicklungsgange unserer Art das oberirdische Sproßsystem zunächst und auf lange hinter der Wurzel zurückbleibt. Es ist, als ob sie vor allem in die Tiefe gelangen müßte, um dort sich die nötige Feuchtigkeit zu sichern und die geräumigen Stärkespeicher anzulegen. Dabei handelt es sich nicht um ein nachträgliches Zusammenziehen der Wurzel, wie es bei Oxalideen und Taraxacum u. a. vorkommt und durch Querringelung der Wurzelepidermis zum Ausdruck kommt; denn die Oberhaut der Euphorbia-Wurzel zeigt keine Spur einer solchen Ringelung.

In der kalten Jahreszeit, im November und Dezember, verloren sowohl im Freien wie in meinen Kulturen die Stengel ihre Blätter. Aus ihren Achseln und wohl auch in Form von Adventivsprossen kommen im folgenden Jahre die neuen Triebe hervor. Wieviel Jahre vergehen, bis ein im Freien lebender Stock blühreif wird, dürfte sich schwer ermitteln lassen, meine Topfkulturen sind es noch nicht; aber sie leben doch, in Vergleich zu den Freilandpflanzen, unter so veränderten Verhältnissen, daß nicht von diesen auf jene zurückgeschlossen werden kann.

4. Blütenverhältnisse. Die Blütensprosse endigen in unregelmäßige, gestauchte Cymen, die aus den bekannten Cyathien zusammengesetzt und von dem schon kurz erwähnten Kranze weißer oder hell rosenroter, strahlender Hochblätter umgeben sind; kleinere, etwas tiefer stehende Blätter sind oberseits weiß, unterwärts grün. Durch sie werden die Blütenstände sehr augenfällig gemacht, und dies zu einer in die Kälte- und Trockenperiode fallenden und deshalb insektenarmen Zeit. Trotzdem können diese Involucra durchaus nicht als extraflorale Schauapparate gedeutet werden, da die Blütenstände — soweit meine auf zwei Vegetationsperioden sich erstreckenden Erfahrungen reichen —

überhaupt nicht von Insekten besucht werden. Die Cyathien selbst sind becherförmig mit zerschlitztem Rande und enthalten entweder nur ♂, oder außer ihnen noch die übliche zentrale ♀ Blüte. Die Deckblätter am Grunde der Einzelblätter sind fiederig eingeschnitten. Am Rande der rötlich weißen Cyathien stehen 2—5 taschenförmige weiße, elliptische Drüsen, deren enger Spalt tangential, also dem Umfange des Cyathiums parallel gerichtet ist (Fig. 7). Aber im Gegensatze zu anderen Euphorbien dürfen diese Drüsen hier nicht als Nektarien betrachtet werden, deren Ausscheidung bestäubende Insekten anziehen soll. Denn ich habe in ihnen niemals, auch nicht durch Prüfung mit Fehlingscher Lösung, Zuckersaft nachweisen können, obwohl das Gewebe im Grunde der Taschen so kleinzellig und plasmareich wie dasjenige funktionstüchtiger Nektarien ist. Möglicherweise ist die beträchtliche Entwicklung dieser Gebilde als eine Art „Verlaubung" aufzufassen, wie sie bei Staub- und Fruchtblättern ebenfalls Funktionsverlust bedingt. — Die gelben oder roten Antheren erheben sich schließlich weit über den Rand des Cyathiums, und ihre Beutel sind so an der Spitze des Konnektivs befestigt, daß ihre Dehiszenz in einem terminalen, wagerecht gerichteten Spalt erfolgt. Durch ihn entleert sich der trockene, gelbe Pollen. Die Cyathien sind protogyn; da aber stets zahlreichen Blütenstände sich nebeneinander befinden, Cyathien verschiedenen Alters aufweisen und die Blütezeit lange anhält, so ist ausreichende Gelegenheit zur Geitonogamie gegeben. Man beachte hier, wie der extraflorale Schauapparat und die Randdrüsen des Cyathiums nur morphologische Charaktere ohne jegliche biologische Bedeutung vorstellen, was auch sonst in ähnlichen Fällen sich ereignen dürfte. Die ♀ Blüte bietet keine Besonderheiten. Auch die Frucht ist die bekannte dreiknöpfige Kapsel, entweder aufrecht oder auf einem hakenförmigen Stiel zur Erde geneigt. Beim Reifen behält sie ihre grüne Farbe bei, so daß man ihr nicht ansehen kann, ob man die baldige Entleerung ihrer Samen erwarten darf, —

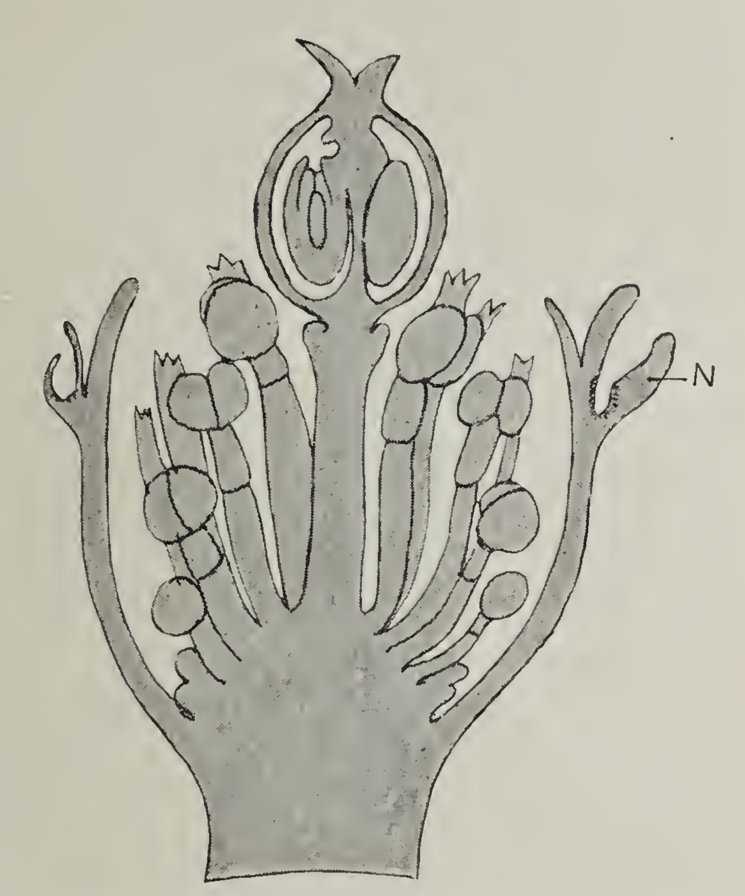


Fig. 7. Längsschnitt durch ein Cyathium. *N* Nektarium.

was deren Ernte erschwert. Dazu kommt, daß die Samen beim elustischen, knackenden Aufspringen der Kapselklappen weit in die Runde verstreut werden. Dabei lösen sich auch die Klappen vom Fruchtstiel ab. Die Samen selbst sind ellipsoidisch, 3—4 mm lang, weißlich oder braun, und mit ± deutlichen dunklen Querbinden versehen. Die Karunkula, die unter dem Mikroskop beim Ovalum noch zu erkennen ist, erfährt bei der Entwicklung des Samens keine Weiterbildung. Für die Verbreitung der Samen kommen außer ihrer schon erwähnten elastischen Ausstreuung vielleicht noch die in der Steppe reichlich vorhandenen Ameisen in Betracht. Zwar wird ihnen, beim Fehlen der Karunkula, keine Lockspeise geboten, wie dies von anderen Euphorbia-Samen geschieht; aber ich habe gelegentlich ausgefressene Samen gefunden, was vielleicht den Ameisen zuzuschreiben war. Damit könnte die unregelmäßig zerstreute Verbreitung unserer Pflanze über die Steppe erklärt werden. Sie gehört zu den Endemismen Mexikos und findet sich mit ungleicher Häufigkeit vom Staate Coahuila im Norden bis zum Staate Oaxaka im Süden, also etwa zwischen dem 26.° und 16.° nördlicher Breite. Der Tuffboden der Steppe sagt ihr am meisten zu; da sie vom Vieh abgefressen wird, so erhält sie sich gern an vor ihm geschützten Orten, so an Eisenbahndämmen, im Doloreskirchhof usw. Die beblätterten Sprosse sind denen der Komposite Pinaropappus roseus L. ähnlich, auch in bezug auf den Gehalt an Milchsaft.

5. Systematische Stellung. Nach DC. Prodr. XV. 2. gehört Euphorbia radians der Serie II der Gattung an, und zwar der Sektion XV Poinsettia, deren Samen durch punktförmige oder fehlende Karunkula und deren Blütenstände häufig durch strahlende Hochblätter ausgezeichnet sind. Die bekannteste Art dieser Gruppe ist die prächtige E. pulcherrima Willd., die beliebte Weihnachtsblume der Mexikaner; denn sie entfaltet gerade um die Weihnachtszeit an der Spitze blattloser Äste ihre roten Blütenstände, die von einem strahlenden Kranze langer, scharlachroter Hochblätter umgeben sind. An Kulturformen sind die Cyathien manchmal verlaubt. Übrigens wäre auch E. radians eine niedliche Erwerbung für botanische Gärten.

6. Andere knollentragende Arten. Da die Knollenbildung innerhalb der Gattung Euphorbia durch die „Natürliche Pflanzenfamilie“ (III. 5) keine besondere Berücksichtigung erfahren hat, so ist es vielleicht von Interesse, neben der E. radians weitere Beispiele kennen zu lernen. Ich habe aus dem hiesigen Staatsherbar folgende mexikanische Arten als knollentragend festgestellt: E. acuta Engelm., E. antisyphilitica Zucc., E. biformis Wats., E. macropodoides Rob. et Greenm.,

E. macropus Boiss., E. muscicola Fern., E. Plummerae Wats., E. retroscabra Wats. Demnach ist die Knollenbildung nicht auf die Sektion Poinsettia beschränkt, und vermutlich geben auch andere Florengebiete Beiträge zu dieser Liste.

7. Nutzen. Wie die mexikanischen Namen „Colecitas“ (Kohlpflänzchen) und „Camotitos“[1]) andeuten, werden die Blütenstände und Knollen unserer Art gelegentlich verspeist. Durch das Kochen dürfte der scharfe Milchsaft unschädlich gemacht werden, wie es bekanntlich auf dieselbe Weise auch vor Benutzung der Knollen von Manihot utilissima Pohl geschieht.

Mexiko, 25. Mai 1922.

1) „Camote“ heißt in Mexiko jeder verdickte, unterirdische Pflanzenteil, und zumal die fleischigen Wurzeln von Ipomoea Batatas.

Beiträge zur Morphologie der Vegetationsorgane der Cucurbitaceen.

Von **Richard Trinkgeld.**

Mit Tafel I.

Einleitung.

Arbeiten über Cucurbitaceen-Ranken beginnen gewöhnlich mit dem Hinweis auf die umfangreiche Literatur und der Aufzählung der Organe, für welche die Ranke schon gehalten wurde. Die vollständigste Zusammenstellung dieser Art findet sich bei Warming[1]).

Auf die einzelnen Erklärungen, die über die Natur der Ranke gegeben wurden, wird im Laufe der Abhandlung des öfteren einzugehen sein; hinsichtlich der Literatur sei auf das Verzeichnis am Schluß hingewiesen. Es ist dabei die Warmingsche Tabelle nach Möglichkeit durch die neuen Arbeiten ergänzt. Im allgemeinen könnte man sich bei einem Literaturstudium über die Cucurbitaceen-Ranken auf einzelne grundlegende Arbeiten (Warming, Dutailly, Müller, Eichler) beschränken, das weitere ist nur dazu angetan, um, wie Warming sagt, „die Konfusion zu zeigen, die über die Natur der Ranke herrschte und herrscht".

Vorliegende Arbeit befaßt sich hauptsächlich mit der Morphologie der Cucurbitaceen-Ranke, die anatomisch und entwicklungsgeschichtlich untersucht wurde. Zur Lösung der Frage wurde auch der Versuch herangezogen; die experimentellen Ergebnisse sind zum Teil in Verbindung mit der Anatomie, zum Teil mit der Entwicklungsgeschichte besprochen. In einem Anhang ist die Blattstellung der Cucurbitaceen kurz abgehandelt.

---

1) Warming, Forgreningsforhold hos Fanerogamerne, Kopenhagen 1872, in den Schriften der kgl. dänischen wissensch. Ges., Bd. V, nat. u. math. Kl., S. 62 u. 76 Cucurbitaceae.

Nomenklatur.

Zunächst sollen die in der Blattachsel der Cucurbitaceen in ausgewachsenem Zustand stehenden Organe kurz besprochen und dabei ihre Benennung erläutert werden.

Außerhalb der Blattachsel — vgl. Fig. 5 — steht bei den Cucurbitaceen eine ein- oder mehrarmige Ranke. Man unterscheidet daran einen reizunempfindlichen, gerade bleibenden unteren Teil, den Rankenträger[1]), an dessen Spitze ein oder mehrere sich aufrollende Rankenarme stehen. Nach innen zu, aber noch außerhalb der Blattachsel, folgt ein Zweig oder eine Knospe, die in der Literatur als Axillarknospe, Achselsproß, Laubknospe, Wiederholungssproß, Bereicherungszweig usw. bezeichnet werden und die hier stets als Achselsproß benannt werden sollen. Etwa in der Blattmediane steht eine Einzelblüte, auf die bei manchen Arten noch eine Blütentraube folgt.

Ranke, Achselsproß und Blüten zusammen werden stets als Achselprodukte bezeichnet.

I. Teil: Rankenanatomie.

Literatur: Lestiboudois, Chatin, Lotar, Van Tieghem, Fischer, Ducharte, Colomb, Müller, Worgitzky.

Ich habe Rankenträger und Rankenarme mehr- und einarmiger Ranken von zahlreichen Cucurbitaceen-Arten auf Handschnitten untersucht. Ich kam dabei zu ganz ähnlichen Resultaten wie Müller[2]), auf dessen gute Tafelfiguren hiermit hingewiesen sei.

Die Ergebnisse der Untersuchungen können folgendermaßen zusammengefaßt werden:

Die mehrarmigen und der größte Teil der einarmigen Ranken stimmen in ihrem anatomischen Bau vollkommen überein. Der Träger der mehrarmigen Ranken und der basale, gerade, für Reiz unempfindliche Teil der einarmigen Ranke haben den geschlossenen Sklerenchymring, den gleichbleibenden Bau und eine mehr oder weniger radiäre Anordnung der Bündel gemeinsam. Ein zentrales Lumen kommt bei ein- und mehrarmigen Ranken vor, ist aber nicht stets vorhanden.

Die Bezeichnung Rankenträger kann deshalb auch für den Reiz unempfindlichen Teil der einfachen Ranke verwendet werden.

---

1) Die Bezeichnung Rankenträger und Rankenarm wurden im Anschluß an Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte, S. 239, gewählt.

2) Otto Müller, Untersuchungen über die Ranke der Cucurbitaceen. Cohns Beiträge IV, 1887, S. 97 m. 144.

Andererseits haben auch die Rankenarme der mehrarmigen und der obere reizempfindliche Teil der einarmigen und die Cucumisranken denselben Bau: offenen Sklerenchymbogen, das Collenchym in langen Streifen, dorsiventrale Anordnung der Bündel, stete Änderung des Baues von der Basis bis zur Spitze.

Von diesem Typus unterscheidet sich nur die Cucumisranke, die von ihrer Basis an die Merkmale des Rankenarmes besitzt.

Meine Beobachtungen stimmen im allgemeinen mit denen anderer Autoren überein, die sich mit diesen Ergebnissen meistens begnügten und daraus auf die morphologische Natur der Ranke schlossen. Dabei halten aus ein und denselben Beobachtungen die einen die Ranke für ein umgewandeltes Blatt, die anderen für einen umgewandelten Sproß.

Diese Streitfrage kann aber entschieden werden durch experimentell hervorgerufene und spontan aufgetretene

Rankenvergrünungen.

Unter Rankenvergrünungen ist die Umbildung von Ranken in Blätter und Sproßachsen verstanden.

Die Fragestellung war folgende: Können Ranken durch experimentelle Eingriffe zu Blättern umgewandelt werden.

In den Sommervegetationsperioden der Jahre 1919 und 20 wurden folgende Cucurbitaceenarten zu Versuchen verwendet:

1. mit mehrarmigen Ranken: Luffa, Benincasa, Lagenaria, Cucurbita verrucosa, Cyclanthera explodens und pedata, Sicyos, Trichosanthes.
2. mit einarmigen Ranken: Momordica, Bryonia, Thladiantha und Cucumis sativus.

Die Versuchspflanzen wurden im Freiland, in Warmhäusern und Mistbeeten gezogen.

A. Vergrünungen an mehrarmigen Ranken.

Ohne Erfolg blieben Versuche, die von der Annahme ausgingen, daß durch möglichst frühzeitige — mittels Präpariermikroskopes — Entfernung der Laubblätter am Vegetationspunkt eine Vergrünung der Ranke erreicht werden könne. Die ihrer schützenden Blätter beraubte Sproßknospe vertrocknete.

Ganz regelmäßig wurde aber eine Vergrünung von Ranken und zwar der mehr- und einarmigen durch frühzeitige Entfernung der in den Blattachseln stehenden Blüten und Achselsprosse erreicht.

Auf Fig. 3 sieht man von einem Knoten von Lagenaria maxima las Tragblatt und R. der entfernten Achselprodukte, der eine Rankenırm trägt eine Blattspreite.

Fig. 2 führt Tragblatt und Ranke von Cyclanthera pedata vor Augen. Die Rankenarme sind durch Internodien voneinander getrennt, ın dem einen ist eine halbe Blattspreite entwickelt.

Diese Vergrünungen beweisen, daß der Rankenarm ein umgewandeltes Blatt ist, über die Natur des Rankenträgers kann damit ıoch keine Entscheidung gefällt werden, denn er kann Blattstiel oder Sproßachse sein.

Die Morphologie des Rankenträgers kann aber ganz unzweifelhaft ıus Vergrünungen, die experimentell an Luffapflanzen hervorgerufen vurden, erkannt werden.

Hier führte die Methode, die Achselprodukte regelmäßig zu entfernen, nicht zum Ziel; dagegen gelang es bei Verwendung zahlreicher Versuchspflanzen ein einziges Mal eine Ranke zum Vergrünen zu veranlassen und zwar dadurch, daß an kräftig wachsendeu jungen Pflanzen stets alle Gipfel- und Achselsprosse entfernt wurden.

Fig. 1 zeigt die vergrünte Ranke in jungem Zustand. Unten im Bild sieht man einen Kotyledo; bei *a* ist der normale Hauptsproß entfernt. Die in der Achsel eines — auf der Figur nicht sichtbaren — Folgeblattes stehende Rankenanlage ist zu einer vegetativen Sproßachse ausgewachsen, die während der ganzen Vegetationsperiode anstelle der Blätter Ranken, Rankenblätter und Blätter mit rankenartig aufgerollten Blattstielen trug.

Querschnitte durch die Rankenblätter zeigen die gleiche Doppelnatur des Organs, die auch in seiner äußeren Form sichtbar ist.

Künstlich konnten Rankenvergrünungen noch bei Sicyos angulata hervorgerufen werden, spontan traten sie bei Cucurbita verrucosa auf.

Die anatomische Untersuchung der Rankensproßachse und der Rankenblätter bestätigt die Ansicht, daß der Rankenträger = Sproßachse, der Rankenarm = Blatt ist.

Für die mehrarmigen Ranken ist damit die Frage entschieden, doch nicht aber für die einarmigen.

B. Vergrünungen an einarmigen Ranken.

Zuerst sollen die einarmigen Ranken besprochen werden, an denen man anatomisch Rankenträger und Rankenarm unterscheiden kann.

Wenn man zu ihrer Beurteilung nur auf ihren Bau angewiesen wäre, so würde man sie den mehrarmigen Ranken gleichstellen und die

Rankenbasis für eine Sproßachse, den Rankenarm für ein Blatt erklären. Experimentell und spontan aufgetretene Veränderungen machen auch hier eine Entscheidung möglich.

Spontan traten bei Momordica, Bryonia und Thladiantha — diese Arten waren in Kultur, wahrscheinlich ist die Erscheinung viel allgemeiner — Ranken mit zwei Armen auf. Das hat bisher nur Dutailly beobachtet und erwähnt.

Daß der Rankenarm ein umgewandeltes Blatt, der Rankenträger eine Sproßachse ist, geht besonders deutlich aus einer Rankenvergrünung hervor, die bei einer Bryoniapflanze wiederum dadurch auftrat, daß stets sämtliche Achselprodukte entfernt wurden.

Es entwickelte sich eine Ranke, die an der Spitze ihres Trägers eine Blüte aufwies, während der Rankenarm eine halbe Blattspreite ausbildete.

Die anatomische Untersuchung ergab Rankenträgerbau von der Basis bis zu der Stelle, wo die Blüte steht, Rankenarm- und Blattanatomie oberhalb der Verzweigung.

Auch bei Momordica sind Vergrünungen geglückt und zwar dadurch, daß an Keimpflanzen der Gipfelsproß entfernt wurde und so die in den ersten Blattachseln stehenden Achselprodukte zum Austreiben veranlaßt wurden. Es entstanden einfache und verzweigte Ranken, die halbe Blattspreiten trugen.

Hiermit ist der Unterschied zwischen ein- und mehrarmigen Ranken verwischt und man kann mit Sicherheit sagen: Die einarmige Ranke besteht aus einer Sproßachse und einem terminalen Blatt; allerdings mit der Einschränkung, soweit sie an ihrer Basis geschlossenen Sklerenchymring aufweist.

Denn es gibt auch noch einfache Ranken (Cucumis), die von ihrer Basis an mit ihrem offenen Sklerenchymbogen Rankenarmstruktur haben. Denn schon daraus, daß die Rankenarme an mehrarmigen Trägern, die doch sicher umgewandelte Blätter sind, dieselbe Struktur wie Cucumisranken von ihrer Basis an haben, läßt keinen Zweifel daran, daß sie ein umgewandeltes Blatt ist.

An Cucumispflanzen sind keine Vergrünungen gelungen.

Zu denselben anatomischen Befunden gelangte Müller. Auch er fand die Unterschiede im Bau der ein- und mehrarmigen Ranken einerseits und der Cucumisranke anderseits; ebenso beobachtete er Vergrünungen von Ranken an Cucurbitaarten, die er anatomisch untersuchte und beschrieb. Überhaupt stimmen im allgemeinen seine Beobachtungen mit den meinen überein.

Nur in seiner Schlußzusammenfassung, in der er alle anatomischen Ergebnisse in eine Theorie zusammenzudrängen versucht, kommt er mit meinen Anschauungen in erheblichen Widerspruch.

Es handelt sich um die Deutung der Cucumisranke. Er sagt a. a. O. S. 142: „Zunächst sind über die Cucumisranken zwei Auffassungen möglich: entweder sieht man diese Ranken nach Analogie aller übrigen auch als aus Stengel und Blattspindel (Sproßachse und Blatt) bestehend an oder man hält sich streng an die anatomischen Befunde und faßt die Ranke als Blattspindel auf, da ihr Bau in fast allen Punkten mit dem der Blattspindel übereinstimmt, von dem Stengel aber durchgreifende Verschiedenheiten aufweist. Wahrscheinlich aber trifft weder die eine, noch die andere dieser beiden Ansichten das Richtige, sondern die Wahrheit wird, wie so häufig, in der Mitte liegen."

Die Wahrheit liegt bei Cucurbitaceenranken aber nicht „in der Mitte", die Cucumisranke besteht auch nicht, wie Müller weiter unten (S. 143) meint: „aus Stengel und Blattspindel, in der das Stengelglied nicht zur Entwicklung gekommen ist, so daß sich nur die Blattspindel entfaltet hat", sondern die Cucumisranke ist ein Blatt und die übrigen Ranken bestehen aus Sproßachsen und Blättern.

Freilich widerspricht es allen Erfahrungen, daß zwei ganz gleiche Organe wie z. B. die einfache Bryonia und Cucumisranke aus zwei morphologisch vollkommen verschiedenen Organen bestehen sollen und die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen werden auch Klarheit in diesen scheinbaren Gegensatz bringen. Mit Rankenquerschnitten allein läßt sich die Frage eben nicht lösen.

II. Teil: Entwicklungsgeschichte der Ranke.

Das Ergebnis der anatomischen Untersuchungen der Ranke kann nicht befriedigen. Denn an dem Aufbau der Ranke sind bei verschiedenen Arten morphologisch vollkommen verschiedene Organe beteiligt. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen und experimentelle Ergebnisse werden aber zeigen, daß die Ranken bei allen Cucurbitaceen aus ein und demselben umgewandelten Organ bestehen.

Literatur: Rohrbach, Warming, Dutailly, Mann, Kaufholz.

Ausführliche entwicklungsgeschichtliche Arbeiten über Cucurbitaceen stammen von Warming und Dutailly[1]), welche ihre Untersuchungen

1) M. G. Dutailly, Recherches organigéniques sur les formations axillaires chez les Cucurbitacées, veröff. in Association française pour l'avancement des sciences. Compte rendu de la 6. session. Le Hâvre 1877, S. 596 u. 609.

an zahlreichen Tafelfiguren erläutern. Im nachfolgenden wird auf diese beiden Arbeiten wiederholt zurückgekommen.

Es wurde die Achselproduktenentwicklung folgenden Arten untersucht: Luffa, Lagenaria, Benincasa, Citrullus, Momordica, Thladiantha, Bryonia, Raphanocarpus und Cucumis.

Da sich bei allen Arten Übereinstimmnng ergab, wird hier nur die Entwicklung von Luffa, einer Art mit mehrarmigen Ranken, ausführlich besprochen und an Figuren erläutert. Im Anschluß an die Entwicklungsgeschichte und die Besprechung experimenteller Ergebnisse an Keimpflanzen wird die morphologische Natur der Ranke festgestellt und die Ansichten anderer Autoren besprochen.

Allgemeines: Bei den Cucurbitaceen steht gewöhnlich nur auf einer Seite des Tragblattes und zwar auf der anodischen [1]) eine Ranke. An ein und derselben Sproßachse bleibt die Spiralrichtung stets gleich und sämtliche Ranken stehen daher entweder alle rechts oder alle links vom Tragblatt. Auf der entgegengesetzten Seite wie am Hauptsproß stehen die Ranken auf dem Achselsproß, da dieser stets mit der Hauptachse antidrom [2]) ist. Es stehen also z. B. die Ranken am Achselsproß rechts vom Tragblatt, wenn sie am Hauptsproß links von demselben waren.

In Fig. 5 ist ein schematischer Schnitt durch die Blattachsel von Luffa wiedergegeben. Der Sproßachse *SA* gegenüber steht das Tragblatt *D*; in seiner Achsel von rechts nach links ein Nektarien tragendes Blatt *N*, ziemlich genau in der Blattmediane eine Blüte *Bl*, dann der Achselsproß *Bs* außerhalb der Blattachsel und halb vor ihr die vierarmige Ranke *R*. Im Folgenden wird die noch nicht in Rankenträger und Rankenarm differenzierte mehr- und einarmige Ranke in ihrer Gesamtheit als Rankenanlage bezeichnet.

Achselproduktentwicklung bei Luffa.

Im Folgenden soll nun die Entwicklung der einzelnen Organe an Hand von Zeichnungen besprochen werden. Vom Sproßgipfel kommend, beobachtet man in der Achsel des zweit- oder drittjüngsten Blattes die erste Anlage der Achselprodukte.

---

1) An jedem Seitengliede heißt der Rand der Inseration, welcher am aufsteigenden Teile der Grundspirale liegt, der anodische, der ihrem absteigenden Teile zugekehrte, der kathodische.

2) Sind die Achsen verzweigt, so verläuft die Grundspirale an der Nebenachse in gleicher oder entgegengesetzter Richtung wie an der Hauptachse, im ersten Falle heißt der Seitenzweig Homodrom, im letzteren Antidrom. (Aus Camillo Schneider, illustr. Handwörterbuch der Botanik, 1. Aufl., S. 92.)

Fig. 6. Als erstes entsteht ein einheitlicher, länglicher Wulst *s*, der schief nach der anodischen Seite der Blattachsel verschoben und etwas über dieselbe hinausragend in der Blattachsel liegt.

In dem nächst älteren Stadium, Fig. 7, hat sich besonders das Tragblatt vergrößert, an und vor der Basis des halbrunden Achselprodukthöckers *s* ist eine neue Kuppe entstanden, die erste Anlage der Ranke *R*, vollkommen ähnlich einer Blattanlage, die sich am Vegetationspunkt entwickelt.

Am deutlichsten wird die Rankenstellung auf Schnitten. Fig. 8 ist von einem Mikrotomschnitt durch die ganze Sproßknospe ein einzelnes Tragblatt *D* mit seinen Achselprodukten und der Sproßachse *SA*. Es ist hier allerdings ein bedeutend älteres Stadium als in Fig. 7 dargestellt; denn die Ranke *R* ist an ihrer Spitze schon von den übrigen Achselproduktanlagen *s* getrennt, aber man sieht auf dem Schnitt zwei Tatsachen recht deutlich: 1. die Verschiebung der ganzen Achselprodukte aus der Blattachsel hinaus nach der anodischen Seite; 2. die Stellung der Ranke halb vor, halb an der Seite der übrigen Achselproduktanlagen *s* an dem Teil, der über die Hauptsproßache hinausragt.

In dem nächst älteren Stadium, Fig. 9, sieht man, daß der eine Höcker *s* eine in die Länge gezogene Form angenommen hat; auf der der Ranke gegenüberliegenden Seite setzt er nun fast rechtwinkelig gegen den Blattachselboden ab, die Rankenanlage steht stets halb seitlich vor ihm.

Bedeutend sind die Veränderungen, welche die Achselproduktanlagen auf der nächsten Entwicklungsstufe zeigen, Fig. 10; das Tragblatt ist abpräpariert.

Der bisher einheitliche Höcker sondert sich in drei Kuppen, aus denen die drei weiteren Organe, die in der Blattachsel im ausgewachsenen Zustand stehen, hervorgehen. Der Rankenanlage gegenüber hat sich die vorher rechteckige Kuppe besonders in ihrem oberen Teile nach innen vergrößert und senkt sich nun schief zum Blattachselboden; es ist die erste Anlage des Blattes mit den Nektarien *N*. Die Mitte nimmt ein nach beiden Seiten sich gleichmäßig senkender Höcker ein, die erste Blüte *Bl*. An sie schließt nach außen etwas schief gestellt der zukünftige Achselsproß *Bs* an. Ebenso bedeutend ist das Wachstum an der Rankenanlage. Man erkennt, daß sich die äußere Kante *Ra* der Rankenanlage nach vorne verlängert und etwas nach oben gekrümmt hat. Der innere Teil der Rankenanlage hat sich zu einer halbkugelförmigen Kuppe *RVP* entwickelt.

Bei der Betrachtung von oben kann man erkennen, daß die Rankenanlage aus einem kleinen, zungenförmigen, fast horizontal stehenden Blatt — dem ersten Rankenarm *RA* — besteht, das mit seinen Rändern eine gewölbte Kuppel umschlossen hält, einen neuen Achselsproß *RVP.* Ebenso steht auf der anderen Seite der Achselprodukte ein ganz ähnliches Organ, wie der erste Rankenarm, ein flaches Blatt mit aufgewölbten Rändern, die Nektarien tragende Blattanlage *N.*

Mit dieser Darstellung befinde ich mich in vollkommener Übereinstimmung mit Warming. Dieser gibt auf Taf. V, Fig. 31 eine Zeichnung von einem ganz jungen Entwicklungsstadium einer Cucurbitaranke, die mit dem in Fig. 10 dargestellten Luffabild vollkommen übereinstimmt. Dazu gibt Warming folgende Erläuterung (a. a. O. S. 67): „Zunächst sei angeführt, daß man in dem inneren Grund von ganz jungen einarmigen Ranken, wie Bryonia, Sicyos und anderen Arten zuweilen eine schwach warzenförmige Hervorragung bemerken kann, die indes ganz verschwindend wird gegenüber der auswachsenden Ranke. Aber was hier nur angedeutet ist, tritt bei den mehrarmigen Ranken weit bestimmter hervor. Fig. 31 zeigt eine ganz junge Ranke von Cucurbita. Diese hat nicht lange die einfache Kegelform wie Bryonia, sondern hat ein weit bestimmteres Aussehen von einem der Doppelorgane, die wir nun so oft schon beobachteten, nämlich von einem Blatte mit seinem Achselsproß.“

Auf einem weiteren Entwicklungsstadium, Fig. 11, sieht man die angelegten Organe sich weiter differenzieren, am Achselsproß *Bs* erscheint das erste Blatt; man beobachtet die Trennung zwischen Achselsproß und Blüte *Bl,* man sieht die Anlage neuer Blüten, man erkennt die allmähliche Vergrößerung des Nektarienblattes. An der Rankenanlage geht die Entwicklung des ersten Rankenarmes weiter, er wächst an seinem Achselsproß *RVP* von seiner horizontalen Lage in die Höhe und stülpt sich wie eine Nische über denselben.

In Fig. 12 ist nur mehr die Weiterentwicklung der Rankenanlage wiedergegeben. Hier sieht man den zweiten Rankenarm entstehen, nicht dem ersten gegenüber, sondern die Spirale beginnend, auf der die Rankenarme erscheinen. Weiterhin entstehen noch mehrere Rankenarme aus dem Rankenachselsproß *RVP,* dessen Vegetationspunkt dabei vollständig aufgebraucht wird. Sein unterer Teil streckt sich später bedeutend in die Länge und erscheint als Rankenträger.

Das ist die gewöhnliche Entwicklung der mehrarmigen Ranke. Ist aber der Rankenachselsproß nicht mit der Bildung einiger Rankenarme aufgebraucht, sondern werden seinem Vegetationspunkt noch weitere

Baustoffe zugeführt, so wächst er zu Sproßachsen aus, wie es von Luffa oder Cucurbita beschrieben wurde.

Wenn man die Ergebnisse der Untersuchungen bei verschiedenen Cucurbitaceen-Arten mit mehr- oder einarmigen Ranken und mit Cucumis, das anatomisch eine Ausnahmestellung einnimmt, miteinander vergleicht, so sieht man, daß sie sich nur in der Entwicklung eines Organes unterscheiden, nämlich in der der Ranken.

Während bei Luffa in der Achsel des ersten Rankenarmes ein kräftiger Achselsproß entwickelt ist, aus dem Rankenträger und mehrere Rankenarme hervorgehen, steht in der Rankenachsel von Momordica, einer Art mit einarmigen Ranken, nur ein kleiner Achselsproß. In der Achsel der Ranken von Cucumis endlich fehlt jeder Achselsproß und damit findet nun auch jener Unterschied seine Erklärung, der bei der anatomischen Untersuchung der Ranke zutage trat. Die Cucumisranke weist deshalb von ihrer Basis an nur Rankenarmanatomie auf, weil ihr das Organ in der Anlage fehlt, aus dem der Rankenträger hervorgeht, nämlich der in der Rankenachsel stehende Achselsproß.

Das Ergebnis der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen ist also: Die Cucurbitaceenranke ist ein umgewandeltes Blatt, in dessen Achsel meistens ein Achselsproß steht.

Weiter unten wird diese Behauptung auch noch durch Beobachtungen an Keimpflanzen und durch experimentelle Ergebnisse gestützt werden, zunächst sollen aber die Ansichten anderer Autoren über die Cucurbitaceenranken erörtert werden.

Warming kommt am Schlusse seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zu folgendem Ergebnis (a. a. O. S. 67):

„Ein- und mehrarmige Ranken sind Entwicklungen von einem extraaxillär stehenden Epiblastem, das man geprägelos nennen kann, insofern, weil es nicht sofort bestimmt seine Natur zeigt, welches aber unterdessen als eine vereinte Blatt- und Achselsproßanlage aufzufassen ist. Bei den mehrarmigen Rankenanlagen kommen die Achselsprosse zur weiteren Entwicklung und legen neue Epiblasteme an, in den einarmigen bleiben sie dagegen unterdrückt ganz oder so, daß sie eine Spur in dem Grund des Rankenblattes zurücklassen.“

Meine Untersuchungen decken sich vollkommen mit den Ergebnissen Warmings bis auf zwei Punkte: 1. kann der Achselsproß in der Rankenblattachsel fehlen (Cucumis); 2. ist die Rankenanlage kein extraaxilläres Epiblastem.

Verfolgt man die Gefäßbündel, die Nektarienblatt, Blüten, Achselsproß und Ranke bei Luffa z. B. innervieren auf Mikrotomschnitten, so sieht man, wie die Bündel aller Achselprodukte, mit denen des Nektarienblattes beginnend, miteinander verschmelzen, bevor das vereinigte Achsel-

produktbündel mit einem Stammbündel anastomosiert.

Zugleich ist damit gezeigt, daß das Nektarienblatt höher inseriert ist, als die Ranke, also später angelegt wird als das Blatt, aus dem die Ranke hervorgeht.

Es ist damit deutlich bewiesen, daß die Ranke zum Achselsproß gehört und daß Warming unrecht hat, wenn er die Ranke für einen extraaxillären Sproß hält.

Le Maout[1]) hält ebenfalls die Cucurbitaceen-Ranke für eine extraaxilläre Sproßachse, ebenso Velenowsky und seine Schülerin Doubek. Ihre Anschauungen werden weiter unten eingehend erörtert.

I. H. Fabre[1]) betrachtet die Ranke als die durch einen Seitenzweig nach außen gedrängte Hauptsproßachse, eine Ansicht, die, wie die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen zeigten, sicher falsch ist.

Naudin[1]) hält die Cucurbitaceen-Ranken für Sproßachsen auf Grund von Vergrünungen an Rankenarmen und von Auftreten von Blüten an ihrer Basis.

Für umgewandelte Sproßachsen halten ferner noch die Cucurbitaceen-Ranke Meneghini, Mohl, Treviranus, Link, Duchartre.

Für umgewandelte Laubblätter werden die Ranken von folgenden Autoren gehalten: Lestiboudois, Colomb, Cauvet, Tassi und Fermond, auch Mann (Was bedeutet „Metamorphose" in der Botanik?) erklärt S. 34: „Die Ranke ist durch die Metamorphose des ersten Blattes der axillären Knospe gebildet."

Zu einer ähnlichen Anschauung kommt Dutailly, der die Ergebnisse sowohl seiner entwicklungsgeschichtlichen Arbeit (1877) als auch die Untersuchungen über den Gefäßbündelverlauf bei Cucurbita maxima (1879) mit folgenden Worten zusammenfaßt: „In jeder Blattachsel existiert nur ein Achselsproß, der stets beblättert ist. Die unteren Internodien dieses Sprosses sind außerordentlich kurz, die Verzweigungen, die sich in ihnen inserieren, sind Spezialorgane. Im untersten Knoten steht eine Ranke, im zweiten eine Blüte oder eine Infloreszenz, der dritte Knoten ist stets normal, d. h. er trägt ein gewöhnliches Blatt, in dessen Achsel die beschriebenen Achselprodukte zu erscheinen pflegen, Achselsproß, Ranke, Blüte usw.". Eine Ansicht, die nicht richtig ist: Sie soll aber erst später widerlegt werden.

Clos hält die Ranke für eines der „gepaarten Blätter" (Feuilles géminées), die an jedem Knoten entstehen sollen.

Für Nebenblätter halten die Ranken A. de St. Hilaire, de Candolle, Payer, Fresenius.

Für Vorblätter: Braun, Wydler, Döll, Rohrbach, Guillard, Eichler, Goebel und Kaufholz.

Am ausführlichsten setzt Eichler die Vorblattheorie auseinander. Freilich hat er nur Untersuchungen an ausgewachsenen Pflanzen ausgeführt: Er sagt S. 304: „mit Braun, Wydler, auch Warming bekennt sich zu dieser Ansicht, deute ich mir diese Struktur folgendermaßen: die medianstehende Blüte ist der Achselsproß des darunter be-

---

1) Man vergleiche die Literaturzusammenstellung am Schluß.

findlichen Laubblattes, die Ranke ihr eines Vorblatt, das andere gegenüberliegende ist unterdrückt (nur ausnahmsweise kommt es in der zweiten Ranke zur Ausbildung). Der Achselsproß stellt den Axillarsproß des rankenförmigen Vorblattes dar." Weiter unten S. 316 fährt er fort: „Die Ranke als das eine Vorblatt des Primanzweiges angenommen, so ist aus ihrer seitlichen Stellung und der Orientierung des Kelches, falls der Primanzweig zur Einzelblüte wird, die Ergänzung eines zweiten gegenüberstehenden notwendig. In der Tat sehen wir dasselbe zuweilen auftreten und zwar ebenfalls in Rankenform; in anderen Beispielen wurde es auch in Gestalt eines Laubblattes beobachtet. Bei den meisten Gattungen nur eine Ausnahmeerscheinung, soll das zweite Vorblatt bei Rhynochocarpa stets vorhanden sein, freilich nur als rudimentäres Schüppchen, bei Lagenaria vulgaris hingegen sowie bei Momordica Balsamina kommt es angeblich in Form eines diminutiven Laubblattes zur Entwicklung.

Die Deutung der Infloreszenz nebst dem Bereicherungszweige als eines Dichasiums liegt nach dem vorstehenden auf der Hand".

Von all den Theorien, die bisher über die Rankenmorphologie geäußert wurden, decken sich die Anschauungens **Eichlers** am besten mit den beobachteten Tatsachen. Vor allem sieht man die eine Forderung **Eichlers** nach dem zweiten Vorblatt erfüllt. Bei Luffa ist es stets vorhanden in Gestalt eines Nektarien tragenden Blattes, bei Momordica Charantia steht es nicht wie bei Momordica Balsamina an der Basis des Blütenstieles, sondern es wächst mit dem Blütenstiel in die Höhe. Bei Cucumis endlich kann man die Anlegung eines zweiten Vorblattes auf jungen Entwicklungsstadien wohl noch erkennen, es verkümmert aber später immer und ist an den ausgewachsenen Achselprodukten nicht mehr aufzufinden.

Das zweite Vorblatt ist viel häufiger vorhanden, als bisher angenommen wurde, nur wurde es offenbar wegen seiner Kleinheit gewöhnlich übersehen.

Bei Benincasaarten ist es groß ausgebildet und stets als vorhanden beschrieben worden. Ebenso groß ist es bei Citrullus Colocynthis. Als kleines schuppenförmiges Blättchen findet man es bei Lagenaria- und Trichosanthesarten, entwicklungsgeschichtlich konnte es bei Thladiantha und Raphanocarpus nachgewiesen werden, während es an Bryoniaarten überhaupt nicht mehr angelegt wird.

Diese Arten habe ich entwicklungsgeschichtlich untersucht; ich glaube, daß man sie noch bei manchen Arten, zum mindestens in der Anlage, nachweisen kann.

Naudin bildet auf Taf. 2, Fig. 1 (Ann. des sc. natur. Ser. 4, Taf. 4, 1885) die Produkte einer Blattachsel von Ecballium Elaterium ab; an der Basis des Blütenstieles steht ein Blättchen mit langem Stiel

(appendice cirrhiforme), was nichts anderes ist als das zweite Vorblatt, das hier einen rankenartigen Blattstiel hat.

Man sieht also, daß Eichlers theoretische Forderung nach dem zweiten Vorblatt erfüllt ist und daß es im allgemeinen angelegt und nur meistens nicht zu deutlicher Größe entwickelt wird.

Falsch dagegen ist Eichlers Behauptung, „daß der Achselsproß den Axillarsproß des rankenförmigen Vorblattes darstellt“. Die gleichen Angaben macht ja auch Rohrbach, aber die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen lassen keinen Zweifel aufkommen, daß der Achselsproß aus einem ganz anderen Teil der Achselproduktanlage hervorgeht als aus dem Achselsproß, der in der Rankenarmachsel entsteht.

Überhaupt deuten die entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen darauf hin, daß Eichlers Theorie von der dichasialen Anordnung der Cucurbitaceenachselprodukte nicht richtig ist. Beobachtungen an den Achselprodukten in den Achseln der ersten Folgeblätter zeigen deutlich ihre ursprüngliche Anordnung. Diese soll nun behandelt werden, zugleich sollen auch die Versuche besprochen werden, die eine Vergrößerung der zweiten Vorblätter verursachten.

In den Achseln der ersten zwei bis drei Folgeblätter fehlt bei Luffakeimpflanzen gewöhnlich das der Ranke entsprechende Organ, während das Nektariumblatt regelmäßig vorhanden ist. Bei manchen Keimpflanzen kann man aber ein kleines, längliches Blatt beobachten, das der Ranke entspricht. Gelegentlich findet man in den Blattachseln auch zwei vollkommen gleich aussehende Nektarien tragende Blätter. Man sieht dabei in der Mitte der Blattachsel den Achselsproß zu seinen beiden Seiten die zwei Nektarienblätter, die in ihren Achseln noch je einen kleinen Achselsproß tragen.

Dieselben Verhältnisse trifft man, freilich noch viel seltener als bei Luffa, in den Blattachseln der ersten Folgeblätter von Benincasa. Ich beobachtete einigemale in der Achsel des zweiten Folgeblattes von Keimpflanzen zwei gleich gestaltete kahnförmige Vorblätter, zwischen denen genau in der Blattmediane der Achselsproß stand.

Verfolgt man nun die Lage der Achselprodukte im dritten, vierten und fünften Folgeblatt derselben Pflanze auf Mikrotomschnitten, so sieht man wie in der Achsel des dritten Folgeblattes die Verschiebung der Achselprodukte beginnt. Hier steht etwa die Blüte in der Blattmediane, der Achselsproß steht noch in der Blattachsel, die Ranke steht schon außerhalb derselben. In der Achsel des nächsten

(vierten) Folgeblattes ist auch die Blüte schon aus der Blattmediane verschoben. Achselsproß und Ranke stehen ganz außerhalb der Blattachsel. Beim fünften Folgeblatt ist der Achselsproß im Längsschnitt getroffen. Durch die sich entwickelnde Blüte wird dieser nämlich nach außen und nach unten gedrückt und dadurch kommt bei allgemein senkrechter Orientierung der Sproßachse ein Längsschnitt des Achselsprosses zustande. In der Achsel des sechsten Folgeblattes endlich fällt etwa das zweite Vorblatt mit der Blattmediane zusammen.

Die Anordnung der Achselprodukte in den Achseln der ersten Folgeblätter stellt die ursprünglichen Verhältnisse bei den Cucurbitaceen dar und daraus kann man folgendes schließen:

Die einzelne Blüte, die im ausgewachsenen Zustand ungefähr in der Blattmediane steht, stellt nicht das Ende eines Primansprosses dar und Achselsproß und Blütenzweig sind nicht Sekundansprosse, wie Eichler annimmt, sondern die Achselprodukte der Cucurbitaceen stellen ein Monopodium dar, dessen Hauptachse der Achselsproß bildet. An seiner Basis stehen zwei Vorblätter, die Achselsprosse tragen können. Der Achselsproß des Alphavorblattes verwächst mit demselben und bildet eine ein- oder mehrarmige Ranke, bei Cucumis fehlt der Achselsproß, hier entwickelt sich das Vorblatt allein zur Ranke. Aus dem Achselsproß des Betavorblattes, das vorhanden oder verkümmert sein kann, entwickeln sich die Blüten. Diese ursprünglichen Verhältnisse zeigen aber nur die Achselprodukte der ersten Folgeblätter.

Wenn man die Achselproduktentwicklung an einem Sproßgipfel untersucht, der an einer ausgewachsenen Pflanze entstanden ist, so sind die ursprünglichen Verhältnisse durch die Verschiebung, welche die ganzen Achselprodukte erleiden, und durch die Ranken- und Blütenentwicklung, die den Achselsproß bei der Anlage an Mächtigkeit übertreffen, etwas verwischt. Aber auch hier kann man erkennen, wenn man z. B. noch einmal die ersten Entwicklungsstadien bei Luffa betrachtet, daß als erstes der Komplex angelegt wird, aus dem der Achselsproß hervorgeht (Fig. 6), als nächste Anlage entsteht das erste Vorblatt, die Ranke (Fig. 7) und erst als drittes kommt das zweite Vorblatt und sein Achselsproß zur Ausbildung (Fig. 10). Freilich wächst nun dieser letztere sehr rasch in die Höhe und verdrängt die Anlage des Achselsprosses auf die Außenseite und nach unten. Hier sieht man aber auch deutlich, daß alle Blüten aus einem gemeinsamen

Vegetationspunkt hervorgehen und daß nur die erste, gewöhnlic weibliche Blüte, den übrigen im Wachstum bedeutend vorauseilt.

Mit der Anschauung, daß die Achselprodukte ein Monopodiur darstellen, befinde ich mich in voller Übereinstimmung mit Dutailly der die Ergebnisse seiner entwicklungsgeschichtlichen Untersuchunge folgendermaßen zusammenfaßt: „In jeder Blattachse existiert nur ein Achselknospe, die stets beblättert ist". Dagegen teile ich nicht sein weitere Auffassung: „Die unteren Internodien dieser Knospe sin außerordentlich kurz, die Verzweigungen, die sich in ihnen inserieren sind Spezialorgane". Ranke und Blüte sind nicht umgewandelte Achsel sprosse normaler Folgeblätter, sondern die Ranke ist ein mit seinen Achselsproß verwachsenes metamorphosiertes Alphavorblatt, die Blüte gehen aus den Achselsproß des teils vorhandenen, teils verkümmerte Betavorblattes hervor.

Im nachfolgenden seien noch einige Versuche beschrieben, durc die eine Vergrößerung vorhandener Vorblattanlagen erreicht wurde.

In den Blattachseln von Benincasa cerifera findet man gewöhn lich ein mit breiter Basis sitzendes, zweites Vorblatt, dessen Rände nischenartig eingeschlagen sind. Entblättert man eine Keimpflanze un entfernt man die Achselsprosse und Blüten, so wachsen die Vorblätte der unteren Knoten zu mehr oder weniger gestielten Blättern mit auf gebogenen Rändern aus, so daß sie das Aussehen einer gestielte Pfanne oder eines Löffels erhalten; oft läuft die Blattspreite am Blatt stiel flügelartig herab. Die Vorblätter der oberen Knoten dagege bleiben klein und sind mit breiter Basis angeheftet.

Wieder weist die Tatsache, daß man die Vorblätter der untere Knoten zwingen kann, mehr oder weniger normale Blattform anzu nehmen, während die Vorblätter der späteren Knoten ihre gewöhnlich Gestalt beibehalten, darauf hin, daß die Achselprodukte der untere Knoten noch die ursprünglichen Verhältnisse darbieten.

Man kann aber hier nicht nur die Betavorblätter veranlassen Rückschlagsformen zu bilden, sondern man kann auch bei Benincas in den ersten Knoten von Keimpflanzen das Alphavorblatt zur Ent wicklung bringen. Entfernt man nämlich an kräftig wachsenden Keim pflanzen, nachdem etwa das dritte oder vierte Folgeblatt entwickelt ist den Gipfelsproß, so kommen dadurch die Achselprodukte der untere Knoten zum Austreiben. In manchen Fällen kommen in der Achse des zweiten Folgeblattes beide Vorblätter zur Ausbildung.

Fig. 4 stellt eine Benincasapflanze dar, bei der auch in der Achse des zweiten Folgeblattes — dasselbe ist herabgebogen und nicht sicht-

bar — ein Achselsproß *As 2* steht, an dessen Basis zwei Blättchen sich befinden, von denen das eine breite mit der abgestutzten Blattspreite, dem Betavorblatt, das andere längere dem Alphavorblatt und damit der Ranke entspricht. Denn in der Achsel des nächsten Folgeblattes sieht man auf seiner linken kathodischen Seite ein vergrößertes Betavorblatt, auf der rechten anodischen Seite aber eine Ranke.

Anderseits konnte man an anderen, ebenso behandelten Benincasakeimpflanzen den anderen Fall beobachten, daß auch in der Achsel des zweiten Folgeblattes anstelle zweier Blätter zwei gleiche kleine Rankenfäden sich entwickelten.

Sehr gut gelangen auch bei Lagenariapflanzen Vergrößerungen der Betavorblätter; andererseits findet man häufig bei Lagenaria an normal wachsenden Pflanzen an einer Blattachsel zwei Ranken, zwischen denen der Achselsproß in der Mitte steht.

Auch bei Momordica Charantia-Keimpflanzen gelang es die Ranke zu vergrünen. Keimpflanzen wurden nach dem 4. oder 5. Folgeblatt entgipfelt. In der Achsel des 3. Folgeblattes entwickelte sich ein Achselsproß, auf dessen einer Seite eine Ranke mit kleiner, halbseitiger Blattspreite, auf dessen anderer Seite ein zweites, kaum gestieltes Betavorblatt stand.

Ebenso ist das Nektarienblatt bei Luffa ein normales umgewandeltes Blatt. Denn an einer Pflanze, bei der stets alle Achselsprosse entfernt wurden, entstand ein Nektarienblatt, dessen Spitze in eine kleine normale Blattspreite auswuchs.

Aus all diesen experimentellen Ergebnissen geht deutlich hervor, daß bei den Cucurbitaceen zwei Vorblätter vorhanden sind, von denen das eine in eine Ranke umgewandelt ist.

Im folgenden soll nun noch die Theorie, die Velenovsky[1]) und seine Schülerin Doubek[2]) über den sympodialen Aufbau der Cucurbitaceensproßachse aufstellen, kritisiert werden.

Beide sehen in den Achselprodukten ein Dichasium, deren Primansproß mit der weiblichen in der Blattmediane stehenden Blüte endigt. An deren Basis „stehen nach Velenovsky ein bis zwei transversal gestellte Basalvorblätter, von welchen eines in ein Nektarium (Luffa) oder in ein nachenförmiges Gebilde von mir unbekannter Funktion umgewandelt zu sein pflegt, während das andere Vorblatt schon die Gestalt eines an die Achse des Zweiges verschobenen Laubblattes hat. In der

1) Velenovsky, Morphologie der Pflanzen, II. Teil, S. 620 m. 626.

2) Doubek-Marie, Über die Ranken und die Zusammensetzung der Achsen bei den Cucurbitaceen.

Achsel des Blattes wächst ein beblätterter Zweig, welcher alles so wie der Hauptstengel wiederholt. Dieses Stützblatt pflegt stets hoch an dem Zweig hinauf verschoben zu sein."

Das erste Blatt am Achselsproß soll also ein Vorblatt sein und in seiner Achsel soll ein beblätterter Zweig entstehen, welcher „alles so wie der Hauptstengel wiederholt", eine Behauptung, die mit den entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen absolut nicht übereinstimmt. Aus einem Teil des Achselprodukthöckers geht der Achselsproß hervor; an ihm wird das erste Blatt angelegt, auf das in der normalen Blattspirale stehend ein zweites folgt.

Aus Warmings Beobachtung, daß die Rankenarme in einer Spirale angelegt werden, aus Müllers Angaben über Rankenvergrünungen und eigenen (Doubek) anatomischen Untersuchungen wird geschlossen, daß „die Ranke als Achse angesehen werden muß, welche am Ende zu Ranken umgewandelte Blätter trägt. Es hat also der untere Teil der Ranke Achsen — und die Rankenarme Blattbeschaffenheit".

Das stimmt bis auf die Cucumisranke, die nie erwähnt wird.

Velenovsky fährt dann fort: „Goebels auf der Kahnform des Vorblattes bei der Gattung Benincasa basierte Erläuterung beruht auf einer falschen Beobachtung. Dieses kahnförmige Vorblatt ist in jeder Beziehung identisch mit dem Nektarium von Luffa." Freilich ist das eine Vorblatt identisch mit dem Nektarien tragenden Blatt bei Luffa, aber Goebel spricht (S. 610) ausdrücklich von zwei Vorblättern: „Verfolgt man die Entwicklung der Keimpflanzen von Benincasa, so sieht man an den ersten Axillarknospen ein oder zwei, später regelmäßig zwei Vorblätter, von denen eines zur (zunächst rudimentären) Ranke umgebildet ist, gelegentlich unterbleibt auch diese Umbildung".

Velenovsky führt nun als Gegengrund, warum das zweite Vorblatt nicht mit der Ranke identisch sein kann, folgendes an: „Das Vorblatt der Benincasa und Luffa sitzt aber deutlich an der Achse des Axillarzweiges oder der Blüte und keineswegs außerhalb der Achsel und außerhalb des Stieles des Stützblattes, wie dies bei der Ranke der Fall ist, welche auf der andern Seite steht".

Doubek sagt zu dem gleichen Punkt S. 57: „Die Ranke der Cucurbitaceen steht stets neben dem Stiel des Stützblattes, aber niemals in seinem Winkel. Dies trifft auch dann zu, wenn der Axillarsproß (Eichlers Bereicherungsproß) unentwickelt bleibt. Dies beweist am besten, daß es sich um keine Verschiebung handeln kann".

Freilich steht die Ranke im ausgewachsenen Zustand außerhalb der Blattachsel, aber man untersuche die Entwicklungsgeschichte der Ranke oder man beobachte die Achselprodukte von Keimpflanzen und man wird sehen, daß die Ranke zum Achselsproß der gleichen Blattachsel gehört.

Daß aber die Achselprodukte entgegen der Behauptung Doubeks Verschiebungen erleiden, wurde schon auseinandergesetzt. Auch Eichler nimmt an, daß in den Achselprodukten der Cucurbitaceen Verschiebungen stattfinden. (S. 316): „Die extraaxilläre Stellung der gewöhnlichen Ranke muß durch Verschiebung erklärt werden, die schon vor dem Sichtbarwerden in Höckerform stattfindet".

Velenovsky fährt fort: „Wenn wir die Ranken der Cucurbitaceen als verwandelte Vorblätter ansehen sollten, so wären wir nicht in der Lage zu erklären:

1. die extraaxilläre Stellung der Ranke,
2. die Stellung der Ranken hinter dem ersten Phyllom an der Axillarachse (Fig. 393). Es müßten beide superponiert sein,
3. den Fall, wenn beide Ranken außerhalb der Achsel nebeneinander und zwar weit außerhalb der Achsel stehen (Fig. 393),
4. den Fall, wo die Ranke aus dem Gliede und nicht aus dem Stengelnodus hervorkommt und hiebei die normale Anordnung ($^2/_5$) der Blätter nicht alterniert ist,
5. die Spiralstellung der Rankenarme an dem gemeinsamen Stiele,
6. die Abnormitäten Müllers".

Dem ist zu entgegnen:

Zu 1. Die extraaxilläre Stellung der Ranke kommt, wie oben nachgewiesen wurde, durch Verschiebung der Achselprodukte zustande.

Zu 2. Ein Diagramm, wie Velenovsky es in Fig. 393 darstellt, habe ich nie gesehen. Auf allen Schnitten und bei sämtlichen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen stand die Ranke stets vor dem Achselsproß, sein erstes Blatt zeigte nach außen.

Zu 3. Auch ich beobachtete an Bryonia-Pflanzen oft mehrere Ranken an einem Knoten, aber wenn mehr als zwei auftraten, so standen stets auch mehrere Blätter an ein und demselben Knoten.

Zu 4. Ist eine Abnormität im Wachstum, die ich auch wiederholt beobachtete.

Zu 5 und 6. Es handelt sich eben nicht um ein umgewandeltes Blatt, sondern in allen untersuchten Fällen, außer bei Cucumis, um ein Blatt samt seinem Achselsproß.

Doubek führt gegen Goebel an: „Goebel hält die einfachen Ranken für Vorblätter und die verzweigten für umgewandelte Laubsprosse. Daß diese Erklärung unrichtig ist, beweist uns in glänzender Weise Cyclanthera, wo in der Jugend bloß einfache und erst später verzweigte Ranken erscheinen. Es ist wohl unmöglich, daß uns dieselbe Ranke in der Jugend etwas anderes vorstellen sollte als in voller Entwicklung, daß sie in der Jugend ein umgewandeltes Vorblatt und später ein Laubsproß sein könnte!"

Die Auffassung Goebels ist trotzdem richtig. In der Achsel des Alphavorblattes entsteht nämlich ein Achselsproß, an dem, wie Goebel ganz richtig angibt, das Vorblatt hinaufwächst und der bei mehrarmigen Ranken auch weitere Rankenarme bildet; er kann schließlich auch in besonderen Fällen in einen vegetativen Sproß übergehen. Nur wird dieser Achselsproß in den Vorblättern der ersten Folgeblätter bei Benincasa z. B. noch nicht angelegt, während er bei Luffa vorhanden ist.

Eine besondere Entgegnung muß noch gegen folgende Beobachtung Doubeks und Velenovskys gerichtet werden. Doubek sagt: „Wir sehen, daß die Ranke deutlich in der Achsel eines der unteren Blätter (im normalen Falle des zweiten) herabläuft, was uns schon an und für sich zeigen muß, daß die Ranke nicht in den Winkel des nebenstehenden

Blattes, sondern in jenem eines unterhalb stehenden, in dessen Achsel sie herabläuft, gehört". Über die gleiche Tatsache äußert sich Velenovsky: „Wenn wir an dem einfach gegliederten Stengel von Bryonia die Inseration der Ranken, (wo an den Knoten nur eine Ranke vorhanden ist) verfolgen, so können wir ganz schön der aus der Basis der Ranke herablaufenden Spur nachgehen und dieselbe bis in die Achsel des unteren dritten Blattes führen".

Diese „herablaufende Spur" ist äußerlich! Eine Untersuchung des Gefäßbündelverlaufs, die weder Doubek noch Velenovsky machen, ergibt, daß der Gefäßbündelstrang der Ranke mit dem Bündelzylinder des Achselsprosses auf der Höhe des Knotens miteinander anastomosieren und sowohl da, wo zwei gleiche Vorblätter vorhanden sind, und auch da, wo sie in Ranken und Nektarium tragende Blätter umgewandelt sind. Warum berücksichtigen Velenovsky und Doubek nicht die Untersuchungen Dutaillys über den Gefäßbündelverlauf?

Aus diesem äußerlichen Herablaufen der Ranken, ferner aus dem Auftreten mehrerer Ranken an einer Blattachsel, endlich aus Verwachsungen, die bei den Cucurbitaceen zwischen den Blüten oder zwischen Ranke und Achselsproß manchmal auftreten, wird auf eine sympodiale Zusammensetzung der Cucurbitaceensproßachse geschlossen, die nach Velenovsky „den kompliziertesten, bekannten Fall eines Sympodiums darstellt". Die Ableitung eines so komplizierten Aufbaues aus rein äußerlichen Merkmalen, die durch keine anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen begründet ist, erscheint mir unrichtig.

III. Teil. Die Blattstellung bei den Cucurbitaceen.

Zum Schlusse sei noch über die Blattstellung der Cucurbitaceen einiges vermerkt:

In der Literatur findet man darüber meist nur kurze Angaben.

Warming sagt S. 46: „Die Blätter sind in Spiralen angelegt, die ich überall ganz gleich gefunden habe und die ungefähr $^5/_{13}$ beträgt".

Eichler bringt darüber nur: „Der Stengel ist fünfkantig, die Blätter stehen spiralig nach $^2/_5$ und zwar auf den Flächen des Stengels".

Velenovsky und Tondera geben auch die Blattstellung mit $^2/_5$ an.

Bei Sachs[1]) finden sich über die Blattstellung bei Cucurbita Pepo folgende Angaben:

1. An Keimpflanzen: „auf die beiden Cotyledonen folgt sofort ein median hinteres und auf dieses etwas höher ein median vorderes Laubblatt, worauf zwei ebenfalls in verschiedener Höhe inserierte Blätter in der Inserationsebene der Cotyledonen folgen, von wo aus die Blattstellung der Knospe sich ungefähr in $^2/_5$ Divergenz fortsetzt".

---

1) Sachs, Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg, Bd. II, S. 272 ff.

2. An ausgewachsenen Pflanzen: „der plagiatrope Stamm, soweit er aus ausgewachsenen Internodien besteht, ist zweireihig alternierend beblättert; die Knospe aber ist keineswegs bilateral gebaut, ihre Blätter, soweit sie mit unbewaffnetem Auge erkennbar sind, stehen rosettenförmig nach allen Seiten ungefähr der $^2/_5$ Divergenz entsprechend. Es muß also notwendig eine Torsion der Internodien stattfinden, während der Zeit, wo die Blätter aus der radiären Knospenanlage in die bilaterale Stellung am entwickelten Stamm übergehen. Die Strecke des Stammgipfels, an welcher sich diese Torsionen vollziehen, beginnt schon in der Knospe selbst und setzt sich rückwärts auf eine Länge von 8—12 cm fort.“

von Faber[1]) gibt an: „Ein Querschnitt des Vegetationspunktes eines Cucurbita Pepokeimlings zeigt, wie die Blatthöcker in dekussierter Stellung angelegt werden“. Dazu gibt er eine Zeichnung (Taf. XVII, Fig. 1), wo drei Blattpaare in genau dekussierter Blattstellung um den Vegetationspunkt stehen.

Soweit die literarischen Angaben.

Wieder soll an einigen Beispielen die Blattstellung besprochen werden, da die Untersuchungen vollkommen gleiches Verhalten der verschiedenen Arten ergaben.

Auf Schnitten durch angekeimte Lagenariasamen steht das 1. und 2. Folgeblatt genau in zweizeiliger Anordnung, Blatt 3 und 4 zeigen eine Stellung, bei der man zunächst an die dekussierte denkt. Aber Schnitte durch ältere Stadien demonstrieren, daß nur Blatt 1 und 2 zweizeilig angeordnet sind, während die übrigen auf einer Spirale liegen; und zwar verbindet die Blattspirale die Blätter im Uhrzeigersinn.

Verbindet man ferner die Blätter mit ungeraden Zahlen und ebenso die mit geraden Zahlen miteinander, so sieht man, daß die einzelnen Blattreihen, deren Blätter einander genähert sind und sich zum Teil dachziegelartig decken, auf zwei im Gegensinn verlaufenden Spiralen liegen.

Warming, der die Blattstellung an Aufhellungspräparaten von Sproßgipfeln untersuchte, drückt die gleiche Tatsache mit folgenden Worten aus: „Die Stellung ist immer derart, daß das dritte Blatt in die Nachbarschaft des ersten kommt. Betrachtet man den obersten Teil eines Sprosses von der Seite, so sieht man zwei Reihen von Blättern in steil aufsteigender Spirale, die eine umfaßt alle mit ungleichen Zahlen nummerierten Blätter, die andere alle gleichen“.

[1]) von Faber, Zur Entwicklungsgeschichte der bikollateralen Gefäßbündel von Cucurbita Pepo, Berichte der Deutsch. Bot. Ges. 1904, Bd. XXII, S. 298.

Winkelmessungen der Blätter an zahlreichen Schnitten durch die Sproßknospe verschieden alter Keimpflanzen ergeben, daß die rotierende Bewegung der Blätter um die Spoßachse, die Sachs an Blättern, sobald sie mit freiem Auge sichtbar werden, beobachtet hat, bereits auf einem viel früheren Stadium beginnt.

An einer jungen Keimpflanze von Lagenaria z. B. bildet Folgeblatt 3 mit dem ersten Folgeblatt einem Winkel von 61°, der auf Schnitten durch eine ältere Pflanze auf 52° und an einer noch älteren auf 30° herabsinkt. Die gleiche Tatsache wurde an verschieden alten Keimpflanzen von Cucumis und Momordica durch Winkelmessungen bestätigt.

Es ist selbstverständlich, daß man bei einer Wanderung der Blätter um die Sproßachse keine Divergenz feststellen kann.

Welches ist aber nun die ursprüngliche Blattstellung bei den Cucurbitaceen?

Es liegt nahe, entweder die dekussierte oder die zweizeilige Blattstellung als die ursprüngliche anzunehmen.

Auf Mikrotomschnitten durch junge Sproßknospen verschiedener Arten, an welchen mindestens Folgeblatt 2 noch als Fixpunkt getroffen ist, läßt sich durch Winkelmessungen feststellen, wie weit die einzelnen Blätter aus ihrer theoretischen Lage verschoben sind.

Legt man die dekussierte Blattstellung zugrunde, so ergab die augenblickliche Ablenkung der Blätter an einer Lagenariaknospe folgende Winkelwerte:

Blatt	1	0	Blatt	2	0
„	3	60°	„	4	10°
„	5	55°	„	6	35°
„	7	80°	„	8	60°
„	9	100°	„	10	90°

d. h. anstatt daß Blatt 3 z. B. 90° von Blatt 2 entfernt ist, ist es im Uhrzeigersinn um 60° weiter nach vorwärts verschoben und ist nun von Blatt 2 um 150° entfernt; Blatt 4 sollte 90° von Blatt 1 und 2 entfernt stehen, in Wirklichkeit ist es um 10° Blatt 2 genähert.

Man sieht daraus, daß dabei die Blätter mit ungeraden Zahlen stets eine stärkere Verschiebung erleiden würden, als die mit geraden. Aber dies ist durch nichts zu begründen, denn niemals sieht man sonst bei den Cucurbitaceen eine Förderung einer Blattreihe oder ihrer Achselprodukte vor der anderen.

Nimmt man dagegen die zweizeilige Blattstellung als die ursprüngliche bei den Cucurbitaceen an — vgl. Schema Fig. 13, in dem

lie theoretische Stellung der zweizeilig angeordneten Blätter in Punkten, lie tatsächliche für Blatt 1 mit 7 in Blattquerschnitten angegeben ist — so ergeben sich für die Blätter folgende Ablenkungswinkel:

Blatt			Blatt		
Blatt	1	0	Blatt	2	0
„	3	30°	„	4	80°
„	5	114°	„	6	146°
„	7	188°	„	8	210°
„	9	220°	„	10	270°

Hier hat man also eine stete Zunahme des Ablenkungswinkels entgegen der Blattspirale und bei der Entfaltung ler Sproßknospe beginnt eine Rotation der Blätter in der Blattspiralrichtung im Uhrzeigersinn, die solange andauert, bis das Blatt in seine endgültige zweizeilige Blattstellung eingerückt ist.

Denn auch darin, daß die Blätter an der ausgewachsenen Sproßachse eine zweizeilige Blattstellung annehmen, die man besonders schön in den Sproßgipfeln von Thladiantha sehen kann, liegt eine bedeutende Stütze für diese Theorie.

Endlich ist die Stellung eines Blattpaares bei seiner Anlage am Vegetationspunkt fast eine zweizeilige; stets ist aber bei der Annahme, daß die Blattspirale im Uhrzeigersinn verläuft, dieser Winkel kleiner als 2 R.

Sachs gibt an, „daß diese ganze aus Schwingungen und Drehungen zusammengesetzte Bewegung des Gipfels unter dem regulierenden Einfluß des Lichtes steht; dies folgt ohne weiteres aus der Wahrnehmung, daß sie unterbleibt an etiolierten Sproßgipfeln, welche man erhält, wenn die Knospe einer kräftigen grünen Pflanze durch ein Loch in einen finsteren Raum geleitet wird, wo die Knospenteile vergeilend fortwachsen“.

Dem widersprechen meine Beobachtungen bei Bryonia. Die Versuchsanordnung war folgende: die Triebe einer kräftigen Bryoniarübe wurden zurückgeschnitten und verdunkelt. Die Internodien streckten sich bedeutend in die Länge, die Achselprodukte kamen nur schwach zur Entfaltung, die Blätter aber standen, soweit sie sich entwickelt haben, zweizeilig angeordnet an der Sproßachse. Nachdem sich auch die noch nicht entfalteten Blätter an der Sproßknospe in nichts von der normal wachsenden Lagenariaknospe z. B. unterscheiden, so ist anzunehmen, daß die rotierende Bewegung der Cucurbitaceenblätter durch eine andere Ursache veranlaßt wird, als durch das Licht.

Die ganze Erscheinung kann durch eine „Scheiteltorsion“ der Sproßachse erklärt werden, auf die auch die Lage der Blätter mit geraden und ungeraden Zahlen auf zwei gleich verlaufenden Spiralen hindeutet. Aus dieser tordierten Lage drehen sich die Blätter bei der Entwicklung in die zweizeilige Stellung zurück. Der Grund zur Scheiteltorsion ist eine „innere Ursache“.

Durch diese Verschiebung der Blätter wird aber erst jene mächtige Entwicklung der Achselprodukte auf engem Raum ermöglicht, die man an dem Sproßvegetationspunkt bei den Cucurbitaceen beobachtet. Auf Aufhellungspräparaten sieht man, wie Blatt- und Achselproduktanlagen in schwach aufsteigender Spirale ringsum den Vegetationskegel umgeben. Das gleiche kann man an Schnitten demonstrieren. Solange die Achselprodukte noch klein sind und noch keine Blüten oder Ranken zur Entwicklung kommen, stehen die Blätter zweizeilig und der Achselsproß liegt in der Blattmediane. Blatt 3 und 4 sind entgegen der Blattspirale verschoben angelegt. Ranke und Achselprodukte, die weniger stark abgelenkt sind, erscheinen teils außerhalb der Blattachsel, teils auf ihre anodische Seite gerückt.

Die ursprüngliche Blattstellung bei den Cucurbitaceen ist die zweizeilige, die durch eine Scheiteltorsion der Sproßachse gegen den Uhrzeigersinn in eine scheinbar spiralige übergeht. Bei der Entfaltung bewegen sich die Blätter im Uhrzeigersinn rotierend um die Achse so lange, bis sie am ausgewachsenen Sproß eine zweizeilige Stellung angenommen haben. Der Grund zur Scheiteltorsion liegt in einer „inneren Ursache“. Es wird dadurch eine mächtige Entwicklung der Achselprodukte auf engem Raum ermöglicht.

Schlußbemerkungen.

Die anatomischen Untersuchungen der mehr- und einarmigen Ranken ergaben mit einer einzigen Ausnahme eine Zusammensetzung aus Rankenträger und Rankenarm.

Der erstere zeigt geschlossenen Sklerenchymring und bleibt auf seiner ganzen Länge unverändert, der Rankenarm ist dorsiventral gebaut, hat offenen Sklerenchymbogen und ändert sich von der Basis bis zur Spitze.

Nur die Cucumisranke zeigt von ihrer untersten Basis an Rankenarmanatomie.

Experimentell und spontan auftretende Vergrünungen beweisen, daß der Rankenträger eine umgewandelte Sproßachse, der Rankenarm ein metamorphosiertes Blatt ist.

Die anatomischen Untersuchungen liefern kein einheitliches Ergebnis; denn die Cucumisranke muß als umgewandeltes Blatt, die übrigen Ranken als umgewandelte Sproßachsen mit Blättern betrachtet werden.

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen lösen diesen Widerspruch. Sie zeigen, daß die Ranken hervorgehen aus einem Blatt und einem in seiner Achsel stehenden Achselsproß. Aus dem Achselsproß, an dem das Blatt als erster und bei den einarmigen Ranken als einziger Rankenarm in die Höhe wächst, gehen hervor der Rankenträger und wenn er dabei nicht ganz aufgebraucht wird, noch weitere Rankenarme. Bei Cucumis wird kein Achselsproß in der Blattachsel angelegt, daher fehlt auch im ausgewachsenen Zustand der Rankenträger.

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Beobachtungen und experimentelle Ergebnisse an Keimpflanzen beweisen auch, daß die Achselprodukte der Cucurbitaceen nicht in Form eines Dichasiums (Eichler) angeordnet sind, sondern ein Monopodium darstellen, das vom Achselsproß gebildet wird, an dessen Basis zwei Vorblätter stehen. Das Alphavorblatt wächst samt seinem Achselsproß zur Ranke aus, in der Achsel des Betavorblattes stehen die Blüten.

Das zweite Vorblatt ist nur bei wenigen Arten unter den ausgewachsenen Achselprodukten leicht zu erkennen (Benincasa, Luffa), oft ist es nur als kleine Blattschuppe vorhanden (Lagenaria, Trichosantes), oft wächst es mit dem Blütenstiel in die Höhe (Momordica), oft wird es zwar noch angelegt, aber verkümmert bei der Weiterentwicklung (Cucumis). Experimentell konnte es leicht zu größerem Wachstum angeregt werden.

Die ursprüngliche Blattstellung bei den Cucurbitaceen ist die zweizeilige, die durch eine Scheiteltorsion der Sproßachse entgegen dem Uhrzeigersinn in eine scheinbar spiralige übergeht. Bei der Entfaltung bewegen sich die Blätter im Uhrzeigersinn rotierend um die Achse so lange, bis sie am ausgewachsenen Sproß eine zweizeilige Stellung angenommen haben. Der Grund zur Scheiteltorsion liegt in einer „inneren Ursache" es wird dadurch eine mächtige Entwicklung der Achselprodukte auf engem Raum ermöglicht.

Am Schluß sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Rat von Goebel, für die zahlreichen Anregungen und die stete Unterstützung bei meiner Arbeit den ergebensten Dank auszusprechen.

Die ungekürzte Arbeit mit 130 Figuren und 50 Photographien liegt im botanischen Institut der Universität München-Nymphenburg.

Literaturverzeichnis.

1. G. Arcangeli, Sopra varie monstruosita osservata nella Cyclantera pedata e sui viticci delle Cucurbitacee (Atti del tongresso botanico internationale di Genova). Genova 1893.

2. Ders., Altre osservazioni sopra alcune Cucurbitacee e sui loro nettarii (Bulletine della Societè Botanica Italiana). Firenze 1899.

3. Alex. Braun, Flora 1842, S. 681; Flora 1843, S. 472; Individuum, S. 80.

4. Ders., Morphologie der Cucurbitaceenranke, Sitz.-Ber. d. Ver. Deutscher Naturf. und Ärzte in Hamburg 1876, S. 101.

5. Aug. De Candolle, Organographie I, S. 336, 384; II, S. 181.

6. D. Cauvet, Note sur la vrille des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. XI, 1864, S. 278.

7. A. Chatin, Sur la vrille des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. XII, 1865, S. 373.

8. Clos, Comptes rendus Acad. Science, T. 41, 1855, II, S. 839.

9. Ders., Bull. Soc. botan. Fr. III, 1856, S. 4, 545, 612.

10. Colomb, Journal de Botanique, Bd. 1, 1887, S. 136 u. 150.

11. Darwin, Journ. Linn. Soc. XI.

12. Decaisne, Bull. Soc. botan. Fr. IV, 1857, S. 787.

13. Joh. Ch. Döll, Rheinische Flora 1843, S. 435. Flora v. Baden, S. 1055.

14. Marie Doubek, Bull. internat. Classe des sc. math. nat. et d. la méd. XII, 1907, Prag 1908, S. 55 m. 76. Über die Ranken und die Zusammensetzung der Achsen bei den Cucurbitaceen.

15. P. Duchartre, Observations sur les vrilles des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. XXXIII, 1886, S. 10 u. 157.

16. G. Dutailly, Sur les écailles glandulifères du Luffa, Bull. Soc. Lin. de Paris 1875.

17. Ders., Recherches organogéniques sur les formations axillaires chez les Cucurbitacées (Association française p. l'avencement des sc. Congress du Havre 1877), S. 596 m. 609.

18. Ders., Recherches anatomiques et organogeniques sur les Cucurbitacées et les Passiflorées (Assoc. franç. p. l'avencement d. sc. Congress du Montpellier 1879).

19. Ders., Sur une monstruosité du Bryionia dioica Ann. de la Soc. Bot. de Lyon VIII, 1879—80.

20. Eichler, Blütendiagramme I, 1875, S. 303 ff.

21. v. Faber, Zur Entwicklungsgeschichte der bikollateralen Gefäßbündel von Cucurbita Pepo. Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. XXII, 1904, S. 298.

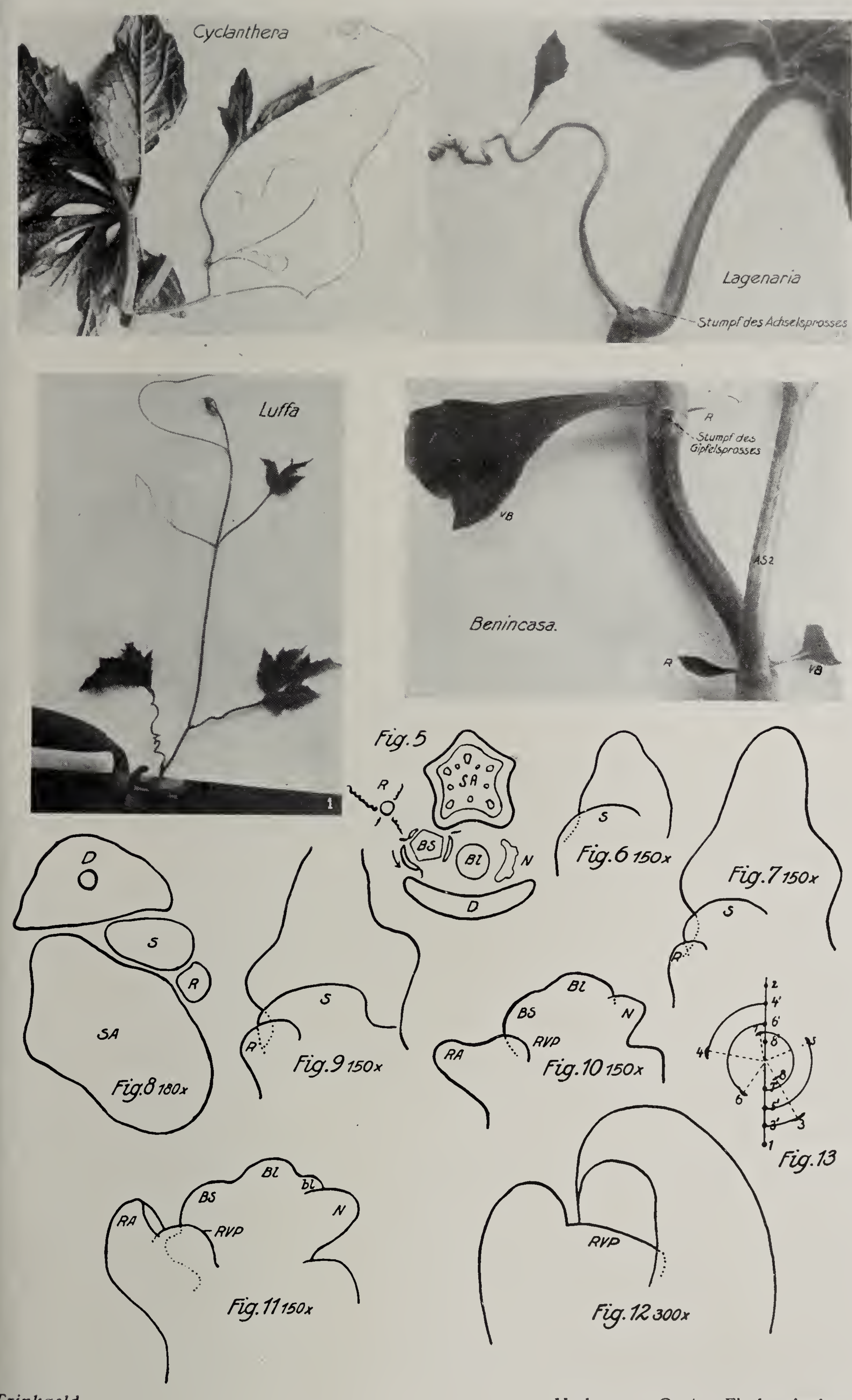
22. J. H. Fabre, De la nature des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. II, 1855, S. 512.

23. Alfred Fischer, Untersuchungen über das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen, Berlin 1884, S. 71 u. 72.

24. Casparini, Ann. sc natur. Ser. 3, T. IX, 1848, S. 208.

25. Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte d. Pflanzenorgane, Breslau 1883, S. 239 f.

26. Ders., Organographie d. Pflanzen, 1. Aufl., Jena 1898, S. 610 m. 614.


Cyclanthera
Lagenaria
Stumpf des Achselsprosses
Luffa
R
Stumpf des Gipfelsprosses
VB
AS2
Benincasa.
R
VB
Fig. 5
SA
R
BS
Bl
N
D
S
Fig. 6 150x
Fig. 7 150x
S
R
D
S
R
SA
Fig. 8 180x
S
R
Fig. 9 150x
Bl
BS
N
RVP
RA
Fig. 10 150x
Fig. 13
Bl
bl
BS
N
RA
RVP
Fig. 11 150x
RVP
Fig. 12 300x



27. Guillard, Note sur les vrilles des Cucurbitacées, Bull. Soc. bot. Fr. IV, 1857, S. 141, 464, 750, 933, 938.

28. E. Kaufholz, Beiträge zur Morphologie d. Keimpflanzen, Diss. Rostock 1888, S. 41 m. 46.

29. Th. Lestiboudois, Etudes anatomiques, Lille 1840.

30. Ders., Comptes rendus de l'Acad. franc., T. 45, 1857, II, S. 78.

31. Ders., Bull. Soc. botan. Fr. 1857, S. 744, 754, 788.

32. Link, Elem. Phil. Bot. 2. éd. T. I, 1837.

33. A. Mann, Was bedeutet „Metamorphose“ in d. Botanik? Diss. München 1894, S. 33 m. 36.

34. Lotar Henri Aimé, Essai sur l'anatomie comparée des organes vegetatives et de téguments séminaux des Cucurbitacées, Lille 1881.

35. Le Maout, Leçons de Bot., T. II, S. 363.

36. Mohl, Über den Bau und das Winden d. Ranken und Schlingpflanzen, Tübingen 1827.

37. O. Müller: Untersuchungen über die Ranken der Cucurbitaceen. Cohn's Beiträge, IV, 1887, S. 97 u. 114.

38. C. Naudin, Comptes rendus de l'Acad. franç., T. 41, 1855, S. 720.

39. Ders., Observations relatives de la nature des vrilles. Ann. sc. natur., Ser. 4, T. 4, 1885, S. 5.

40. Ders., Remarques au sujet des observations de M. le Dr. Clos relatives aux vrilles des Cucurbitacées, Bull. Soc. Bot. Fr. IV, 1857, S. 109.

41. Orsted, Vid. Medd. fra Naturh. Foren, 1886, S. 121.

42. Payer, Note sur les vrilles des Cucurbitacées. Ann. sc. natur., 3. Ser., T. III, S. 163.

43. Ders., Bull. Soc. botan. Fr. IV, 1857, S. 145.

44. P. Rohrbach, Beiträge zur Kenntnis einiger Hydrocharideen, veröffentl. i. d. Abhandl. d. naturf. Ges. Halle, 12. Bd., Halle, 1873.

45. A. de Saint-Hilaire, Mém. sur les Cucurbitacées et les Passiflorées. Mém. du Museum vol. IX, S. 190.

46. A. Tassi, Nuove osserv. sui cirri delle Cucurbitacee. Giornale Botan. Italiano, I, 2, 1844.

47. Ders., Note sur les vrilles des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. IV., 1867, S. 322.

48. Van Tieghem, Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées, Bull. Soc. botan. Fr. XXIX, 1882, S. 277.

49. Tondera, Über den sympodialen Bau des Stengels von Sicyos angulata, Sitz.-Ber. d. math. nat. Kl. d. K. K. Ak. d. Wissensch., Wien 1902, S. 317 u. 1903.

50. Jos. Velenovsky, Vergleichende Morphologie der Pflanzen, Teil II, Prag 1907, S. 620 m. 626.

51. Eug. Warming, For greningforhold hos Fanerogamerne. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter V. Raekke, naturwiss. und math. Afdeling, S. 62 m. 76.

52. Worgitzky, Vergleichende Anatomie der Ranken, Flora, Bd. 70, 1887.

53. H. Wydler, Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse, Flora 1860, S. 359 ff.

Über den Einfluß des Lichtes verschiedener Wellenlänge auf die Transpiration der Pflanzen.

Von **L. A. Iwanoff** und **M. Thielmann.**

Mit 1 Abbildung im Text.

Aus dem Botanischen Kabinett des Forstinstitutes in Petersburg.

Die Frage über den Einfluß der verschiedenen Strahlen des Spektrums auf die Transpiration kann von zweierlei Bedeutung sein: einer physiologischen zum Zweck der Deutung des Transpirationsmechanismus und einer ökologischen, deren Ziel eine genauere Deutung des Einflusses von verschiedenfarbigem Lichte auf die Transpiration in der Natur wäre, wo ja die Pflanze einer in ihrer Zusammensetzung beständig wechselnden Beleuchtung ausgesetzt ist.

In der Tat ist das Studium der Wirkung des Lichtes von großer Bedeutung bei der Analyse des Transpirationsprozesses, inwieweit derselbe von rein physikalischen oder physiologischen Erscheinungen abhängig ist. Der Einfluß dieses äußeren Faktors bringt am augenscheinlichsten den Unterschied zwischen Transpiration und Verdunstung zutage. Während bei der ersteren das Licht, wie die physiologischen Beobachtungen zeigen, eine hervorragende Rolle spielt, wird es bei der Ausführung der Daltonschen Formel gar nicht in Betracht gezogen. Es ist Sache der physiologischen Analyse, zu erklären, ob dieser Unterschied von rein physikalischen Eigenschaften der Pflanze abhängig ist, oder ob hier auch physiologische Prozesse mit im Spiel sind. In dieser Analyse muß als der erste und wesentlichste Schritt die Lösung der Frage angesehen werden, welche Strahlen des Spektrums am wirksamsten sind. Sind es nicht diejenigen Strahlen, welche am stärksten von der Pflanze absorbiert werden und in ihr am meisten Energie zurücklassen? In diesem Falle würden wir es mit einem rein physikalischen Phänomen zu tun haben, welches dem bei der Verdunstung von einem Evaporometer ähnlich wäre. In dieser Weise ist die Frage bis zuletzt in der Literatur behandelt worden. Inwiefern eine solche Lösung der Frage berechtigt ist, soll

erst später geprüft werden. Jetzt seien noch einige Worte darüber gesagt, welche Bedeutung das Studium der Lichteinwirkung auf die Transpiration der Pflanzen für die Ökologie haben kann. Beim Studium dieses Prozesses in der Natur muß damit gerechnet werden, daß das Licht darauf von größtem Einflusse ist. Nun sind aber die Pflanzen in der freien Natur einer beständig wechselnden Beleuchtung ausgesetzt, je nach der Höhe des Sonnenstandes, der Bewölkung, der umgebenden Vegetation; der Wechsel der Beleuchtung ist nicht nur quantitativer, sondern auch qualitativer Art; die Zusammensetzung des Lichtes ändert sich fortwährend. Ehe wir nicht im Klaren darüber sind, wie die einzelnen Strahlen auf die Transpiration einwirken, können wir keine genauere Vorstellung von der Art und Weise des Lichtwechseleinflusses auf die Transpiration bekommen. Im Gegenteil, steht es fest, daß bestimmte Strahlen die größte Aktivität aufweisen, so können wir ihnen unsere volle Aufmerksamkeit zuwenden, die Messung dieser Strahlen vornehmen, die gewonnenen Transpirationsergebnisse mit denjenigen der Verdunstung vergleichen und eine gesetzmäßige Abhängigkeit darunter suchen.

Dieses ist die Bedeutung der gestellten Aufgabe. Was ist für ihre Lösung schon getan worden?

I.

Die Literatur über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Transpiration ist nicht reich und ist recht übersichtlich in der bekannten Monographie von Burgerstein angeführt. Deshalb sei es erlaubt, nur einige kritische Bemerkungen diesen Aufgaben hinzuzufügen.

Die allerumständlichsten Untersuchungen von Wiesner[1]) sind bestrebt, den Beweis zu erbringen, daß auf die Transpiration diejenigen Strahlen den größten Einfluß haben, welche vom Chlorophyll am meisten absorbiert werden, nämlich die blauen; nach ihnen kommen die roten Strahlen. Dagegen sind die gelben und besonders die grünen Strahlen am wenigsten wirksam, was im Gegensatz zu der Behauptung Dehérains ist, welcher gerade diesen für unser Auge am hellsten wirkenden Strahlen die höchste Aktivität zuschrieb. Diese als bewiesen angenommene Tatsache des maximalen Einflusses der blauen und der roten Strahlen, sowie auch die stärkere Transpiration der grünen Pflanzen im Vergleich mit den etiolierten, veranlaßten Wiesner, den Einfluß des

1) Wiesner, Sitzungsber. d. K. K. Akad. d. Wiss. Wien. 1876, Bd. LXXIV, S. 477.

Lichtes auf die Transpiration auf seine Wärmewirkung zurückzuführen. Durch die Pigmente der Pflanze absorbiert und in Wärme umgewandelt erhöht das Licht nach der Meinung Wiesners die Temperatur und die Spannung des Wasserdampfes in den Interzellularen, was eine Erhöhung der Transpiration zur Folge hat.

Derselben Meinung ist auch im großen und ganzen die Mehrzahl der übrigen Forscher (Comes, Henslow, Hellriegel und Wollny). Nach einer näheren Betrachtung der Arbeiten der genannten Autoren und der Ausführungen Wiesners erscheint es jedoch zweifelhaft, ob wirklich die blauen und die roten Strahlen eine maximale Wirkung auf die Transpiration haben und ob diese Wirkung nur auf dem Wärmeeffekt des Lichtes beruht. In der Tat haben alle Forscher in diesem Gebiet sich der Methode der Ekrane oder gefärbter Gläser in einer Weise bedient, die schon längst als nicht den wissenschaftlichen Forderungen entsprechend anzusehen ist. Das durch die farbigen Medien kommende Licht gelangte zu den Pflanzen in verschiedenen und ganz willkürlichen Mengen; seine Wirkung wurde jedoch verglichen, als ob die Quantität der einfallenden Strahlen eine gleiche wäre und als ob ihre Einwirkung nur von der Strahlenlänge abhinge. Diesen Fehler machen alle Autoren, und nur bei Wiesner sehen wir einen Versuch, ihn zu umgehen, der aber als mißlungen angesehen werden muß. Er bemühte sich, die Ekrane, die mit gefärbten Flüssigkeiten gefüllt waren, auf eine gleiche Helligkeit fürs Auge einzustellen. Zu diesem Zweck verdünnte er die stark tingierten Flüssigkeiten solange, bis ein durch sie gesehenes Karnies des gegenüberstehenden Hauses nicht mehr deutlich sichtbar wurde. Die Ungenauigkeit und die Subjektivität einer solchen Messung ist klar ohne weiteres; sie gibt keine Vorstellung von der Energiemenge, die die Strahlen mit sich bringen; dabei wurden ja die Wärmestrahlen, die ja auch von Bedeutung für die Transpiration sind und in verschiedenen Mengen durch die Filter durchgelassen wurden, mit dem Auge gar nicht gemessen [1]).

Außer den Beobachtungen hinter Farbenfiltern liegen bei Wiesner noch Beobachtungen im prismatischen Spektrum vor, aber auch hier ohne jegliche Kontrolle der in den verschiedenen Teilen des Spektrums verteilten Energiemenge. Nur zwei Versuche sind im Spektrum ausgeführt worden mit Keimpflanzen von Mais, und diese zwei Versuche sprechen durchaus nicht für die Wärmethypothese. Im ersten Versuche bekam Wiesner eine Erhöhung der Transpiration in den blauen

1) Wie bekannt sind die meist benutzten Farbenfilter aus Bichromat und Kuprammon für die infraroten Strahlen des Spektrums durchlässig.

Strahlen (VI. Absorbtionsband des Chlorophylls) um 8 % im Vergleich mit der Transpiration in den roten Strahlen (I. Absorbtionsband), im zweiten — um 13 %. In Anbetracht dessen, daß im prismatischen Spektrum der Sonne die blauen Strahlen, dank ihrer größeren Dispersität, auf die Flächeneinheit bezogen, viel weniger Energie mit sich bringen als die roten Strahlen, könnte der Satz von dem Wärmeeinflusse des Lichtes nur in dem Falle angenommen werden, wenn es gelänge zu beweisen, daß die schwächere Intensität der blauen Strahlen sich mit Überfluß durch ihre größere Absorbtion durch das Blatt deckte. Wiesner hat jedoch einen solchen Beweis nicht erbracht. Außerdem transpirierten die Blätter im zweiten Experiment fast gleich intensiv (30,0 und 30,8 mg) wie in den grünen Strahlen (zwischen den Absorbtionsbändern IV und V), die fast gar nicht vom Chlorophyll absorbiert werden, so auch in den orangefarbenen (zwischen den Absorbtionsbändern II und III), in welchen durch spektrophotometrische Bestimmungen eine beträchtliche Absorbtion festgestellt worden ist. Nicht zugunsten der Hypothese Wiesners spricht auch sein Experiment mit einer etiolierten Pflanze. In dem durch die gelben etiolierten Blätter stark absorbierten indigo-blauen Lichte erhöhte die Pflanze ihre Transpiration nur um 10 % im Vergleich mit dem, was in dem wegen Abwesenheit des Chlorophylls fast gar nicht absorbierten orangegelben Lichte transpiriert wurde. Dagegen im Vergleich mit der Dunkelheit bewirkte dieses fast nicht absorbierte Licht eine Erhöhung der Transpiration um 62 %! Gleichenfalls fand Henslow[1]) für etiolierte Pflanzen die Maxima der Transpiration in violettem und rotem Lichte, was ja auch für die grünen Pflanzen bekannt ist, ungeachtet der ungleichen Absorbtion in diesen beiden Fällen. Es sei hier gesagt, daß, obgleich Burgerstein in seiner Monographie die Untersuchungen Henslows als „genau" bezeichnet, sie es unseres Erachtens nicht sind. In der Tat wurden vom violetten Ekran Henslows auch die Strahlen entsprechend dem II. Absorbtionsband des Chlorophylls durchgelassen, weshalb es ohne ein Ergänzungsekran nicht brauchbar war. Zweitens wurden die Experimente während einer längeren Zeit (24 Stunden) an einem Fenster ausgeführt, vor dem ein Baum stand, was eine gleichmäßige Belichtung der Pflanzen hinter verschiedenen Farbenfiltern bezweifeln läßt. Zusammenfassend könnte man sagen, daß, wenn auch auf Grund nur zweier Versuche Wiesners die Tatsache der fördernden Wirkung der blauen Strahlen angenommen werden könnte, die Er-

1) Henslow, Journ. of the Linn. Soc. Bot., Vol. XXII, XXIV.

klärung, die Wiesner ihr durch Anführung seiner Befunde gibt, durch diese nicht bestätigt wird, ja sie sprechen sogar dagegen. Es ist klar, daß eine experimentelle Nachprüfung der Frage erforderlich ist. Zu einer solchen sind wir in der vorliegenden Arbeit getreten.

II.

Aus der kritischen Analyse der Literaturangaben ergibt sich die Notwendigkeit der Messung, wenn nicht der vom Blatte absorbierten Lichtenergie der verschiedenen Strahlen, was natürlich am richtigsten wäre, aber weniger zugänglich ist, so doch wenigstens der auf das Blatt einfallenden Lichtmenge, falls einigermaßen zuverlässige Resultate erzielt werden sollen.

Der größte Teil von unseren Versuchen ist hinter Farbenfiltern ausgeführt, wobei mit Hilfe der Thermosäule und eines Galvanometers die einfallende Energie in der Weise reguliert wurde, daß sie in gleicher Menge die hinter den beiden benutzten Farbenfiltern stehenden Blätter erreichte. Nur die erste Versuchsreihe stellte eine Wiederholung von Wiesners Versuchen im prismatischen Spektrum her, wo die Strahlen verschiedener Wellenlänge verschiedene Energiemengen mit sich brachten. Allein auch in diesem Falle konnten wir einige uns betreffende Schlüsse ziehen. Außer dem Ausgleich der Strahlenenergie unterscheidet sich unsere Versuchsanstellung von der früherer Autoren dadurch, daß wir die Transpiration nicht nur bei lebenden, sondern auch bei abgetöteten Blättern bestimmten. Der Vergleich sollte der oben aufgeworfenen Frage heranzutreten erlauben, ob der Einfluß des Lichtes auf die Transpiration nur von seiner Wärmewirkung abhängt, oder ob auch rein physiologische Prozesse mit im Spiel sind. Endlich ist bei der Erzielung von vergleichbaren Transpirationszahlen in verschiedenem Lichte noch eines zu beachten. Es ist klar, daß ein Vergleich dieser Zahlen nur dann möglich ist, wenn alle übrigen inneren und äußeren Faktoren, mit Ausnahme der Beleuchtung, gleich sind. Dieses zu erlangen hindert oft der Umstand, daß die Transpiration zeitlich nicht regelmäßig verläuft, was von inneren Ursachen abhängig ist. Je nach dem vorhergehenden Zustande der Pflanze, der Aufnahme des Wassers usw. transpiriert ein und dasselbe Exemplar nicht immer die gleichen Mengen Wasser, ungeachtet der völlig gleichen äußeren Umgebung. Wiesner gibt an, daß nur allmählich, oft erst nach 2—3 Stunden, ein stationärer Zustand erreicht wird, nachdem ein Wechsel von Dunkelheit zu Licht oder sogar von minder hellem zu

hellerem Licht stattgefunden hat[1]). Bei abgeschnittenen und ins Wasser gestellten Pflanzen ist ein stationärer Zustand überhaupt nicht erreichbar. Unsere Beobachtungen zeigten wenigstens, daß solche Pflanzen ungeachtet der gleichen äußeren Bedingungen die Transpiration ständig in kleinerem oder größerem Maße vermindern. In Betracht dieser Umstände entschieden wir uns für Versuche, die nur kurze Zeit andauerten. Die im Dunkeln oder am Fenster gehaltenen Pflanzen wurden abwechselnd bald mit den rotgelben, bald mit den blauvioletten Strahlen beleuchtet, wobei bei jeder Beleuchtung gewöhnlich 3—4 (seltener 1—2 oder 5—7) Ablesungen gemacht wurden nach Zeiträumen von 10, 15 oder 30 Minuten. Auch gewöhnlich wurde schon nach diesen kurzen Einwirkungen von dem verschiedenfarbigen Lichte eine Änderung in der Transpirationsgröße bemerkbar. Die Zu- oder Abnahme der Transpirationsgröße wurde durch den Mittelwert von der genannten Zahl der Ablesungen charakterisiert; oder es wurden die Maxima und die Minima der Zu- und Abnahme berechnet, in Prozenten von der letzten Ablesung bei der vorhergehigen Beleuchtung ausgedrückt. Bei den Beobachtungen über den Einfluß des verschiedenfarbigen Lichtes wurde nur der Wechsel von einem Licht zum anderen in acht genommen; der Wechsel von Dunkelheit zu farbigem Lichte und umgekehrt wurde außer acht gelassen, da es schwer gefallen wäre, einen Einfluß des Lichtes überhaupt von einem solchen der verschiedenen Wellenlängen des Lichtes zu trennen. Der Wechsel von einem physiologischen Zustande zum anderen könnte hier zu jäh sein, um noch die feineren Abstufungen der Wirkung der verschiedenen Wellenlängen der einfallenden Energie bemerkbar zu machen.

Die Versuchsanordnung war wie folgt:

Als Lichtquelle diente uns in allen Versuchen eine Bogenlampe des Projektionsapparats von 13—17 Ampère. In der ersten Versuchsreihe, die im Spektrum ausgeführt wurde, bedienten wir uns eines Linsensystems von Amici à vision directe, das mit einem Spalt von 1 mm Weite versehen war. Um die Blätter bald in dem rotgelben, bald in dem blauviolettem Teile des Spektrums transpirieren zu lassen, wurde entweder der ganze Apparat etwas zur Seite geschoben oder das Linsensystem um 180° gedreht, so daß die gewünschten Strahlen auf die Blätter einzufallen kamen, wobei die Versuchsobjekte unberührt auf der Wageschale stehen blieben. In diesem Falle war die Menge der einfallenden Energie im rotgelben Lichte

1) Wiesner, Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. 1876, Bd. LXXIV, S. 483.

größer als im blauvioletten. Ein Ausgleich der Energie wurde erreicht in der zweiten Versuchsreihe, wo ein divergierender Strahlenbündel vorgesetzte Farbenfilter passieren mußte. Die letzteren stellten parallelwändige Küvetten dar, die entweder mit Kuprammon oder mit Kaliumbichromat gefüllt waren. Durch die erstere wurden die Strahlen von violett bis grün einem Teil der letzteren mit zugerechnet — ungefähr bis 535 $\mu\mu$ — durchgelassen. Der zweite Filter ließ die roten Strahlen und weiter bis auf den äußeren Rand der grünen — ungefähr bis 550 $\mu\mu$ — passieren. Folglich wurde der mittlere Teil der grünen Strahlen von 550—535 $\mu\mu$ von den beiden Flüssigkeiten absorbiert. Eine vor die Farbenfilter gestellte Küvette mit Eisenvitriol sollte die infraroten Strahlen zurückhalten. Da beim Passieren des Kuprammoniums die Strahlenenergie am meisten abgeschwächt wurde, wurde bei Anwendung dieses Filters die Lichtquelle möglichst nahe zu den Versuchspflanzen gestellt; im Falle der Beleuchtung mit den rotgelben Strahlen wurde die Lampe so weit entfernt, daß die Energie der letztgenannten Strahlen gleich der der blauvioletten war. Aber auch in diesem Falle, d. h. in der ganzen zweiten Versuchsreihe, konnte eine völlig gleiche Verteilung der Energie auf die transpirierenden Blätter bei der verschiedenen Beleuchtung nicht erzielt werden. Im blauviolettem Lichte bekam die ganze Oberfläche der Blätter weniger Energie als in dem rotgelben, da ja im ersten Falle bei dem näheren Stand der Lichtquelle das Strahlenbündel ein konzentrierteres und infolgedessen die Abnahme der Energie in ein und derselben Ebene vom Zentrum zur Peripherie eine größere war. So sind die Galvanometerausschläge gleich 1,0 im Zentrum der beiden Strahlenbündel, an der Peripherie dagegen 0,6 hinter dem blauen und 0,8 hinter dem gelben Filter. Die Energie des einfallenden Lichtes wurde während der ganzen Versuchsdauer beständig mit Hilfe eines Zeigergalvanometers (Empfindlichkeit $2{,}6 \times 10^{-7}$ auf 0,1 der Skaleneinteilung) und einer Rubenschen Thermosäule kontrolliert. Vor Beginn eines jeden Versuches wurde die Energie der Strahlen im Zentrum des Bündels, welches auf die Mitte der transpirierenden Blätter einzufallen hatte, und an der Peripherie, an der Stelle, wo die Thermosäule während des Versuches zu stehen kam, gemessen. Hiernach konnte stets darauf geachtet werden, daß während des Versuches immer die Mitte der Blätteroberfläche die gleichen Energiemengen bekam. Es wurden Vorrichtungen getroffen, daß die transpirierenden Pflanzen von keinem Seitenlichte außer dem gewünschten beschienen wurden.

Als Versuchspflanzen dienten Cyperus alternifolius, Libertia for-
nosa und Bromus inermis, von denen entweder ganze kleine Exemplare,
n kleine Glastöpfchen gepflanzt (Cyperus), genommen wurden oder
uch lebende oder tote Blätter der genannten Pflanzen. Stanniolpapier
m ersten Falle und Rizinusöl im zweiten dienten zum Schutz gegen
lie unmittelbare Verdunstung von der Erd- resp. Wasseroberfläche.
Durch Anbinden an den Querbalken eines kleinen Stäbchens wurden
lle transpirierenden Blätter in eine Ebene gebracht. Das Abtöten
ler Blätter geschah durch ein 5 Minuten langes Sieden in Wasser,
vonach ein Abkühlen durch ein allmähliches Zugießen von kühlem
Wasser, dann ein Abtrocknen mit Filterpapier erfolgte. Das Abtöten
lurch Sieden haben wir den Giften wie Formalin und Sublimat vor-
gezogen, da letztere auch nach einem längeren Einwirken — 14 bis
14 Stunden — kein zuverlässiges Resultat gaben. Es muß gesagt
verden, daß die Blätter von Bromus und Cyperus nach dem Sieden
hre gewöhnliche grüne Farbe nicht verloren haben, während Libertia
ine bräunlichgelbe annahm, ungeachtet dessen, ob das Sieden in
einem Wasser oder mit Zufügung von kleinen Mengen von NaOH,
las die möglichen Säuren im Blatte neutralisieren sollte, geschah. Dieser
Farbenumschlag mußte eine verhältnismäßig größere Absorbtion der
lauvioletten Strahlen zur Folge haben, was seinerseits eine intensivere
Transpiration der abgetöteten Gewebe im Vergleich mit den lebendigen
ervorrufen mußte.

Die vorgerichteten Versuchsobjekte kamen auf eine Schale der
nalytischen Wage, wo sie, von jeder Luftbewegung geschützt, während
ler ganzen Versuchszeit stehen blieben. Einige Luftwechsel und -be-
vegung waren nur während des Wechselns der Farbenfilter möglich,
lie vor die geöffnete Seitentür der Wage gestellt wurden. Das Gewicht
mit der Genauigkeit von 0,1 mg oder 0,5 mg bei sehr starker Transpiration)
vurde nach jeden 10—30 Minuten festgestellt und daraus die Trans-
iration berechnet. In derselben Zeit wurden auch die Temperatur
nd die Feuchtigkeit der Luft gemessen. Das Thermometer wie das
Hygrometer befanden sich im Schatten neben der Wageschale, worauf
lie Pflanzen standen. Dank des Eisenvitriolfilters erhöhte sich die
Temperatur nicht beträchtlich. In einigen Fällen wurde neben das
gewöhnliche beschattete Thermometer ein berußtes gestellt, welches
ann belichtet wurde. Die Differenz betrug nur einige Zehntel Grad.
Entsprechend der wenn auch geringen Temperatursteigerung während
es Versuches nahm die relative Feuchtigkeit der Luft ab; beides
tätig und sehr allmählich.

Zur Illustration des Verlaufes eines Versuches sollen hier das Protokoll und die Transpirationskurve des Versuches Nr. 70 angeführt werden.

Versuch Nr. 70. 1. V. 1918.

Topfpflanze von Cyperus seit dem Abend im Dunkeln gehalten.

I	II	III	IV	V	VI*)
Dunkel					
$9^{h}48'$	58,9560			61	13,4
		0,0250			
$9^{h}58'$	58,9310			61	13,5
		0,0205			
$10^{h}8'$	58,9105			61	13,4
		0,0215			
$10^{h}18'$	58,8890			61	13,3
		0,0200			
$10^{h}28'$	58,8690			61	13,5
Blauviolettes Licht					
		0,0200			
$10^{h}38'$	58,8490		1,6	60	13,7
		0,0245			
$10^{h}48'$	58,8245		1,6	60	13,7
		0,0260			
$10^{h}58'$	58,7985		1,6	59	13,9
		0,0320			
$11^{h}8'$	58,7665		1,6	59	14,13
Wechseln der Kohle					
$11^{h}23'$	58,7130		1,6	59	14,4
		0,360			
$11^{h}33'$	58,6770		1,6	58	14,6
		0,350			
$11^{h}43'$	58,6420		1,6	58	14,6
Rotgelbes Licht					
$11^{h}51'$	58,6170		1,6	59	14,7
		0,0325			
$12^{h}1'$	58,5845		1,6	60	14,6
		0,0295			
$12^{h}11'$	58,5550		1,6	60	14,5
		0,0270			
$12^{h}21'$	58,5280		1,6	60	14,6
		0,0270			
$12^{h}31'$	58,5010		1,6	60	14,7
Blauviolettes Licht					
$12^{h}40'$	58,4820		1,6	58	14,7
		0,0190			
$12^{h}50'$	58,4630		1,6	57	14,9
		0,0250			
1^{h}—	58,4380		1,6	56	15,0
		0,0250			
$1^{h}10'$	58,4130		1,6	56	15,0
		0,0265			
$1^{h}20'$	58,3865		1,6	56	15,1
Wechseln der Kohle					
$1^{h}26'$	58,3700		1,6	56	15,1
		0,0275			
$1^{h}36'$	58,3425		1,6	56	15,0
		0,0285			
$1^{h}46'$	58,3140		1,6	56	15,1
		0,0290			
$1^{h}56'$	58,2850		1,6	56	15,2
Rotgelbes Licht					
$2^{h}2'$	58,2700		1,6	56	15,3
		0,0235			
$2^{h}12'$	58,2465		1,6	56	15,1
		0,0200			
$2^{h}22'$	58,2265		1,6	56	15,5
		0,0170			
$2^{h}32'$	58,2095		1,6	56	15,5
Blauviolettes Licht					
$2^{h}36'$	58,2040		1,6	56	15,5
		0,0155			
$2^{h}46'$	58,1885		1,6	56	15,5
		0,0185			
$2^{h}56'$	58,1700		1,6	56	15,5

*) I = Ablesungsmoment, II = Gewicht der Versuchspflanze, III = Transpirationswert, IV = Galvanometerausschlag, V = Relative Luftfeuchtigkeit in Prozenten, VI = Lufttemperatur nach C.

Wechseln der Kohle

3h3'	58,1545		1,6	56	15,5
		0,0255			
3h13'	58,1290		1,6	56	15,6
		0,0255			
3h23'	58,1035		1,6	56	15,6

Dunkel

4h51'	57,9590			56	15,3
		0,0145			
5h1'	57,9445			56	15,3

Die Abszisse der folgenden Transpirationskurve zeigt die Zeit-bschnitte von 10', während die Ordinate die Transpirationsmengen in gr während jeder 10' darstellt. Die Transpiration im Dunkeln während les Licht- oder Kohlenwechselns dauert nicht immer 10', sondern twas mehr oder weniger. Die diesbezüglichen Transpirationsraten ind durch Umrechnung erhalten worden.

Versuch Nr. 70. 1. V. 1918.

Cyperus. Topfpflanzen. Farbenfilter.

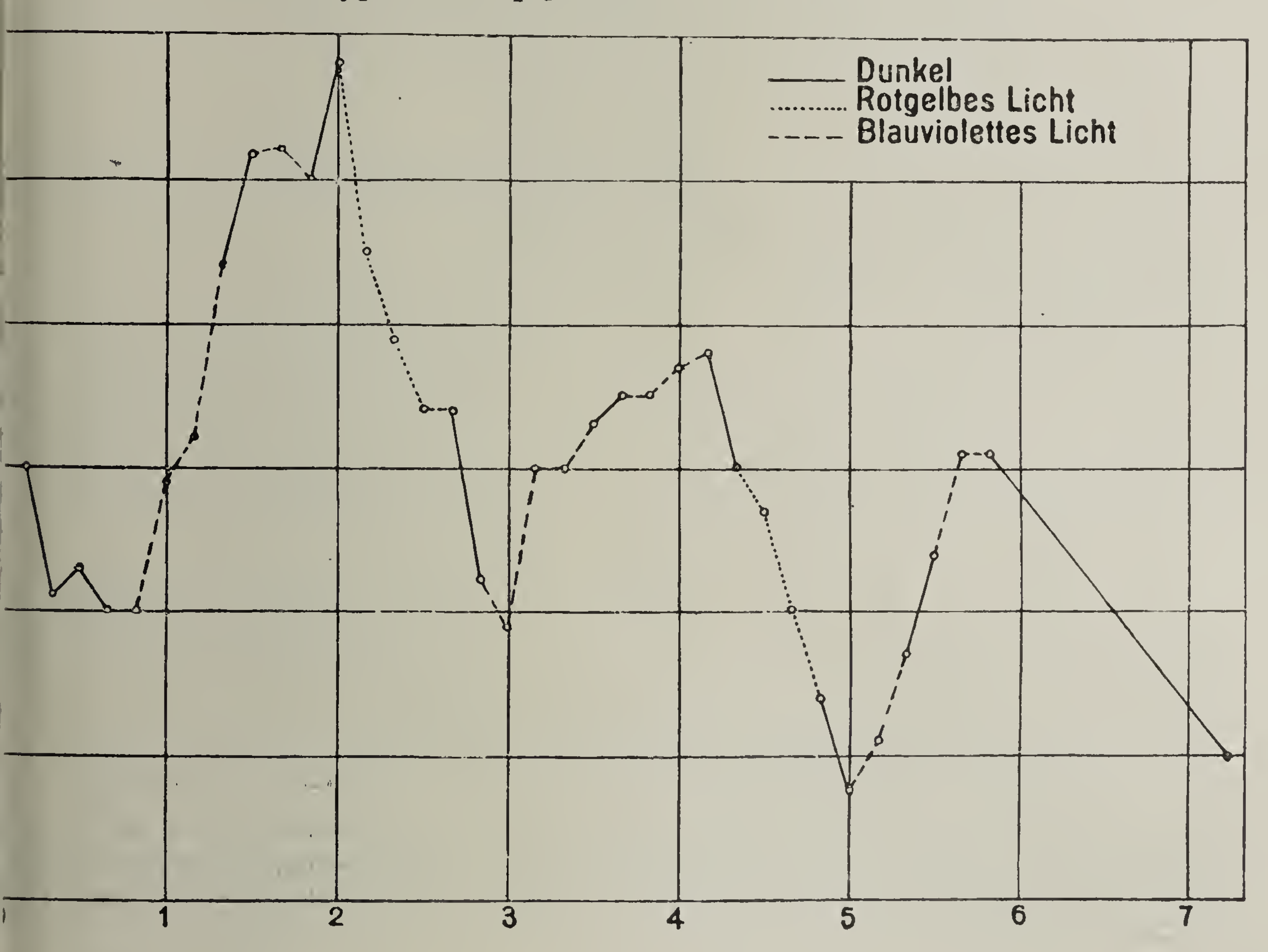


Tabelle I.

Cyperus. Topfpflanze. Farbenfilter. Ablesungen nach 10'.

I	II	III		IV	V		VI	VII
		a	b		a	b		
65				5	68	132	16,6—16,9	55—54
67				3	104	120	15,2—16,0	55
67				2	104	136		
68	3	51	56	4	153	263	16,9—17,3	54—53
68				5	61	118		
69	4	57	83	4	132	190	16,3—17,7	61—54
69				4	124	129		
70	4	77	93	7	63	107	13,7—15,6	60—56
70	3	59	81	4	91	150		
81	3	89	96	3	121	125	15,5—16,0	64—63
Mittel		65	82		102	147		

I Nr. des Versuchs.

II Zahl der Ablesungen im rotgelben Licht nach dem blauvioletten.

III a minimale, b maximale Transpirationsintensität in dem gegebenen Lichte, ausgedrückt in Prozenten der Transpirationsintensität, während der letzten 10 Minuten in dem vorher gewesenem Lichte.

IV, V a u. b dasselbe im blauvioletten Lichte.

VI Lufttemperatur während der Versuchszeit nach C.

VII Relative Luftfeuchtigkeit während der Versuchszeit in Prozenten.

Tabelle II.

Lebende Blätter von Bromus. Farbenfilter.

I	II	III		IV	V		VI	VII
		a	b		a	b		
101	2	79	86	3	93	96	19,6—20,9	62—55
101	2	80	84	2	109	120		
103	3	102	104	2	108	112	18,8—19,5	58—56
103	2	95	100	2	109	112		
Mittel		87	93		105	110		

Siehe Anmerkung zu Tabelle I.

Tabelle III.

Lebende Blätter von Libertia. Farbenfilter. Ablesungen nach 30', ausgenommen Vers. 72, wo nach 15'.

I	II	III	IV	V
47	94	126	15,7—16,1	
47		144		
48	93		15,8—16,1	
49	87	106	17,0—18,2	
50	94		16,7—17,7	48—46
72	86*	111*	12,5—14,1	53—50
72	90			
Mittel	91	122		

I Nr. des Versuches.

II Transpirationsintensität im rotgelben Lichte in Prozenten der letztgewesenen (während der letzten 10') Transpirationsintensität in dem vorhergegangenen blauvioletten Lichte.

III Transpirationsintensität im blauvioletten Lichte in Prozenten der letztgewesenen Transpirationsintensität im vorhergegangenen rotgelben Lichte.

IV Lufttemperatur nach C während der Versuchszeit.

V Relative Luftfeuchtigkeit in Prozenten während der Versuchszeit.

In den Versuchen, in welchen keine Minima und Maxima wie in Tab. I u. II angegeben sind, wurde bei jeder Beleuchtung nur eine Ablesung gemacht. Im Falle zweier Ablesungen wurde das Mittel genommen. Letztenfalls sind die Zahlen mit * versehen.

Tabelle IV.

Lebende Blätter von Libertia. Spektrum.

I	II	III	IV
19	76*		9,4—10,8
20	89*	115*	9,8—10,4
22	72	101*	11,6—12,0
22	81	108	
23	82	86	12,5—12,8
23		109	
24		110	9,0— 8,2
26	59	101	4.5— 4,7
Mittel	76	104	

Siehe Anmerkung zu Tabelle III.

Tabelle V.

Abgetötete Blätter von Cyperus. Farbenfilter.

I	II	III		IV	V		VI	VII
		a	b		a	b		
73	2	92	96	2	95	95	13,7—14,2	56—54
79	4	91	98	4	95	98	15,5—16,3	66—65
80	4	90	98	4	92	97	15,8—16,8	66—63
83	2	94	96	3	92	95	18,2—18,3	43—44
84	3	96	99	3	97	99	17,4—17,6	48—47
Mittel		93	97		94	97		

Siehe Anmerkung zu Tabelle I.

Tabelle VI.

Abgetötete Blätter von Bromus. Farbenfilter.

I	II	III	IV	V
95	92*	96*	19,1—19,7	48—47
97	98*	101*	18,3—19,2	61—59
97	97*			
98	98*	102*	18,6—19,1	57—53
98		101*		
99	101*	100*	18,4—18,6	56—54
99	100*	97*		
100	103*	103*	17,6—18,3	60—58
100	97*	97*		
Mittel	98	100		

Siehe Anmerkung zu Tab. III.

Tabelle VII.

Abgetötete Blätter von Libertia. Farbenfilter.

I	II	III	IV	V
51	100	104	16,1—16,8	47—45
51	96	100		
52	101	103	14,9—15,4	50—48
52	100	114		
52	83			
57	102	107	14,2—15,0	57—55
57	99			
58	99	97*	13,9—14,4	56—55
59	102	101	14,4—15,1	58—57
59		103		
71	101*	109*	10,5—11,7	53—51
71		104*		
90	95*		13,1—13,6	47—46
91	101*	107*	14,3—14,7	45—44
Mittel	98	104		

Ablesungen in Exper. 51—59 nach 30′; in Exper. 71 nach 15′; in Exper. 90 u. 91 nach 10′. Siehe Anmerkung zu Tab. III.

III.

Mit Hilfe der im vorhergegangenen Absatze beschriebenen Methode sind über 100 Versuche mit lebenden und toten Pflanzen gemacht worden. Aus der Zusammenstellung der Ergebnisse in den Tabellen I—IV ist zu ersehen, daß die lebenden Blätter beim Wechsel des rotgelben Lichtes zu blauviolettem immer eine mehr oder weniger beträchtliche Transpirationserhöhung auf-

weisen, während umgekehrt beim Wechsel des blauvioletten Lichtes zu rotgelbem die Transpiration herabgesetzt wird, ungeachtet der schon erwähnten wenn auch kleinen Intensitätssteigerung des einfallenden rotgelben Strahlenbündels.

Wie die Mittelwerte der Tabellen I—IV zeigen, ist der Unterschied in der Einwirkung der blauvioletten und rotgelben Strahlen auf die Transpiration, nach der Steigerung oder Herabsetzung der letzteren im Vergleich mit der vorherigen Beleuchtung gerechnet, nicht kleiner als 17—18 % bei abgeschnittenen Blättern und öfters bis über 20 %, ja sogar 50—60 % bei der am normalsten reagierenden Topfpflanze von Cyperus. Ganz anders verhalten sich die abgetöteten Blätter, wie aus den Tabellen V—VIII zu ersehen ist. Hier hat derselbe Lichtwechsel entweder gar keinen Einfluß auf den Transpirationsgang oder es erfolgen nur unbedeutende Abänderungen. Die Mittelwerte ergeben, daß bei Cyperus und Bromus eine fast völlige Übereinstimmung der Transpiration zu beobachten ist, während bei Libertia eine geringe Steigerung im blauvioletten Lichte bemerkbar ist, was durch eine erhöhte Absorbtion der blauvioletten Strahlen durch diese Pflanze hervorgerufen sein konnte, da ja gerade die Blätter von Libertia die oben erwähnte postmortale Veränderung ihrer Farbe am augenscheinlichsten aufwiesen. Hieraus sehen wir, daß bei Ausschaltung der physiologischen Faktoren durch Sieden der Objekte, was eine gesteigerte Absorbtion des blauvioletten Teiles des Spektrums zur Folge haben könnte, wir dessen ungeachtet keine Transpirationsförderung im Vergleich mit den lebenden Blättern in diesen Strahlen finden, wenn überhaupt von einer erhöhten Transpiration der abgetöteten Objekte in dem blauvioletten Lichte gesprochen werden kann. Alles dieses weist darauf hin, daß der unmittelbare Wärmeeffekt des Lichtes in der Wirkung der verschiedenen Strahlen in quantitativer Hinsicht ein geringer ist, und daß wir genötigt sind, hier eine Mitwirkung der physiologischen Faktoren anzunehmen. Folglich dürfte man sagen, daß der die Transpiration fördernde Einfluß der blauvioletten Strahlen im Vergleiche mit den rotgelben nicht die Folge der stärkeren Absorbtion

Tabelle VIII.

Abgetötete Blätter von Libertia. Spektrum.

I	II	III	IV
39	93	107	14,6—15,0
39		107	
40	94	109	11,7—11,9
40	96		
42	96	102	11,8—12,0
42		103	
43	94	102	13,9—14,2
43		108	
44	100	113	13,8—14,1
46	99	107	13,4—13,6
Mittel	96	106	

Siehe Anmerkung zu Tabelle III.

der Strahlenenergie durch das Chlorophyll ist, wie es Wiesner und andere Autoren behaupten. Die Ursachen der überwiegenden Einwirkung der blauvioletten Strahlen auf die Transpiration hängt eng mit dem lebenden Zustande der Zellen zusammen, denn sogleich nach dem Abtöten ist kein Vorzug der einen Strahlen vor den anderen zu beobachten, obgleich jetzt die Absorbtion der blauvioletten Strahlen eher gesteigert als herabgesetzt wird. Zur Zeit sind wir noch nicht imstande, eine bestimmte Erklärung der Erscheinung zu geben. Dennoch erlauben es die Literaturangaben, einige wahrscheinliche Voraussetzungen zu machen. Und diese könnten sein: die Wirkung der Strahlen verschiedener Wellenlängen wäre abhängig 1. von dem Öffnen der Spaltöffnungen und 2. von der Durchlässigkeit der Plasmahaut. Am einfachsten und am wahrscheinlichsten wäre die Erklärung, daß die Transpiration in den verschiedenen Strahlen von dem ungleichen Verhalten der Spaltöffnungen zu dem Licht abhängig ist. Dieses konnte aber experimentell nicht nachgewiesen werden. Der Einfluß der verschiedenen Teile des Spektrums auf das Spiel der Spaltöffnungen ist von Kohl, Fr. Darwin und Lloyd[1]) studiert worden. Kohls Experimente mit dem Spektrophor haben erwiesen, daß die Spaltöffnungen sich am weitesten öffnen in dem Bezirke der Strahlen zwischen den Absorbtionsbändern B und C; ein zweites, weniger ausgesprochenes Maximum liegt in dem blauen Teile des Spektrums zwischen F und der Grenze der violetten Strahlen. Die gelben, grünen, violetten, infraroten und ultravioletten Strahlen üben überhaupt keinen Einfluß auf die Spaltöffnungen aus. Darwins Versuche, im Spektrum ausgeführt, bestätigen den starken Einfluß des roten Teiles des Spektrums; aber ein zweites Maximum im blauen Teile konnte nicht gefunden werden. Zuletzt arbeitete Lloyd mit Farbenfiltern, von denen der eine mit Bichromatlösung die Strahlen von 540 $\mu\mu$ bis 700 $\mu\mu$, der zweite aber mit Kuprammonium gefüllt die Strahlen von 480 $\mu\mu$ bis 420 $\mu\mu$ durchließen. Die Spaltöffnungen reagierten auf beide Teile des sichtbaren Spektrums; der Einfluß des roten Teiles war jedoch stärker als der des blauen.

Den Wert der angeführten Versuche vermindert der Umstand, daß keiner der Autoren auf den Ausgleich der einfallenden Energie der

---

1) Kohl, Bot. Beiblatt zur Leopoldina. 1895. Autoref. Bot. Zentralblatt Bd. LXIV, 1895, S. 109.

Fr. Darwin, Phil. Transact. Roy. Soc. B. 1898, 190, p. 531; und Proceedings Roy. Soc. 1898, 63. Auszug der ersten Arbeit.

Lloyd, Carnegie Instit. Washington. Publ. Nr. 82, 1908.

verschiedenen Strahlen acht gegeben hat[1]). Dessen ungeachtet ist es klar, daß ein tiefer Unterschied zwischen der Wirkung des Lichtes verschiedener Wellenlängen auf die Spaltöffnungen einerseits und auf die Transpiration andererseits liegt. In der Tat sehen wir, daß im prismatischen Spektrum, wo ein Überschuß der Energie im rotgelben Teile gegenüber dem blauvioletten zu finden ist, die Transpiration dennoch höher im letzteren ist, wogegen auf die Spaltöffnungen wie auch bei der Photosynthese der erstere einen größeren Einfluß ausübt.

In unserem Falle scheint uns am wahrscheinlichsten die Vermutung, die Tröndle[2]) in seiner Arbeit über den Einfluß des Lichtes auf die Plasmadurchlässigkeit ausgesprochen hat. Bei der Diskussion der von ihm und von Lepeschkin gefundenen Tatsache, daß die Durchlässigkeit des Plasmas unter dem Einflusse des Lichtes gesteigert wird, weist Tröndle unter anderem darauf hin, daß der Einfluß des Lichtes auf die Transpiration außer dem rein physikalischen — durch Erwärmung, durch Öffnen der Spaltöffnungen usw. — auch noch in der Weise sich kundgeben müßte, daß mit der Zunahme der Plasmadurchlässigkeit eine Abnahme des Widerstandes gegen das Durchdringen von Wasser erfolgen müsse. Zwar beziehen sich die Befunde Tröndles nur auf die Durchlässigkeit von gelösten Stoffen, dennoch erlauben die früheren Beobachtungen von Rysselberghe den Schluß zu ziehen, daß die Durchlässigkeit für das Wasser in demselben Maße gesteigert wird. Mit Recht weist Tröndle darauf hin, daß die Steigerung der Transpiration unter dem Einflusse des Lichtes, welche Bonnier und Mangin[3]) nur an lebenden und nicht an toten Pilzen beobachten konnten, nur in dieser Weise erklärbar ist. Auch der von uns beobachtete Einfluß von verschiedenen Strahlen auf die Transpiration der grünen Pflanzen scheint eine ähnliche Erklärung zu erfordern. In der Tat soll bei dem Einflusse des Lichtes die Durchlässigkeit der Plasmahaut eine Rolle spielen, so gewinnt der vorwiegende Einfluß der blauvioletten Strahlen an Klarheit, denn gerade diese Strahlen zeigen die größte Aktivität in all den Prozessen, wo das Licht durch das Plasma einwirkt. Nämlich, es ist bekannt, daß in der Wirkung des Lichtes auf das Wachstum, auf die phototropischen und -taktischen Be-

1) Da das Verhalten der Spaltöffnungen in den verschiedenen Strahlen von größter Bedeutung bei photosynthetischen Versuchen ist, so wäre eine Wiederholung der Versuche der genannten Autoren in obigem Sinne wünschenswert.

2) Tröndle, Jahrb. wiss. Bot. 1910, 48, S. 171.

3) Bonnier et Mangin, Ann. d. sc. Natur. 1884, 17.

wegungen die größte Rolle den blauvioletten Strahlen zukommt, von minderer Bedeutung sind die rotgelben und von ganz geringer die grünen Strahlen. Obgleich es uns noch an direkten Beobachtungen über den Einfluß von verschiedenen Strahlen auf die Durchlässigkeit des Plasmas fehlt, so können wir doch darauf hinweisen, daß z. B. die Variationsbewegungen, die durch eine Veränderung der Plasmadurchlässigkeit verursacht sind, durch die stärker brechbaren Strahlen stärker beeinflußt werden[1]). Hieraus könnte man den Schluß ziehen, daß die blauvioletten Strahlen auch unmittelbar einen fördernden Einfluß auf die Durchlässigkeit ausüben. Angenommen, die Transpiration hänge in großem Maße von der Durchlässigkeit des Plasmas ab, kommen wir hiermit zu der Konsequenz, die Transpiration als einen physiologischen Prozeß anzusehen, welche auf die äußeren Einflüsse in derselben komplizierten Weise reagiert, wie wir es von der Plasmadurchlässigkeit wissen. Den Befunden Tröndles zufolge müssen wir die Wirkung des Lichtes auf die Durchlässigkeit als eine Reizerscheinung betrachten, die denselben Gesetzen folgt, die für die typischen Reizerscheinungen der Tropismen und Taxien bekannt sind. Hieraus folgt, daß auch die Transpiration charakteristische Reizerscheinungen aufzuweisen hätte. Leider hat der Transpirationsprozeß in dieser Hinsicht fast keine Aufmerksamkeit auf sich gezogen, und nur in den Arbeiten von Baranetzky finden wir einigen Hinweis betreffs des Einflusses von Erschütterungen und von Licht. Der Grund hierfür liegt außer in dem Vorurteile gegen eine neue Lehre von den Reizerscheinungen darin, daß neben den rein physiologischen Faktoren jedenfalls eine sehr große Rolle den physikalischen Prozessen, welche die Aufmerksamkeit der Forscher zu allererst auf sich zog und die Heraushebung der physiologischen Seite der Transpiration erschwerte, zukommt. Es wird die Forschung besonders in den Fällen erschwert, wo der gegebene Faktor, wie z. B. das Licht, einen gleichen Einfluß wie auf die physikalische Verdunstung, so auch auf die physiologische Transpiration ausübt, nämlich, in beiden Fällen eine Steigerung hervorrufend. Es soll daher nicht Wunder nehmen, daß der rein physiologische Einfluß des Lichtes auf die Transpiration erst in der letzten Zeit der Forschung unterzogen worden ist.

---

1) Pfeffer, Pflanzenphys., Bd. II, S. 532.

Die Jugendform von Hypericum aspalathoides.

Von J. C. Th. Uphof.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Sehr viele Xerophyten, welche zur Erhaltung der Art wegen ihrer starken Transpiration und geringen Zufuhr von Wasser sich ganz geeignete anatomische Eigenschaften erwerben müssen, zeigen sehr häufig in ihrem Jugendstadium Merkmale des hydrophytischen Charakters ihrer Verwandten, wodurch sie zeigen, in direkter Verwandtschaft zu stehen. Solche Tatsachen sind bei Acacias, Cacteen, Ulex und anderen Formen genügend untersucht worden, und sind von K. Goebel[1]) zusammenfassend behandelt worden.

Mehrere Beiträge darüber bei anderen Pflanzenfamilien sind ohne Zweifel zur Vervollständigung unserer Kenntnisse wertvoll.

Auf sumpfigen, jedoch sandigen Standorten, wie auch ein paar Fuß tief in Seen, hat sich eine Sträucherformation entwickelt, welche ganz aus Hypericum aspalathoides, Lam. zusammengesetzt ist. Diese Art ist in den Staaten Florida und Georgien weit verbreitet.

Verfasser hat diese Sumpfsträucher eingehend in der Nähe von Orlando in Florida beobachtet, wo sie sehr allgemein sind.

Hypericum aspalathoides entwickelt hier eine Höhe von 4 bis 12 Dezimeter, es ist ein locker verzweigter Strauch mit braunen Zweigen. Bei völlig entwickelten Pflanzen sind die Blätter schmal und dick, so gut wie nadelförmig, und sind einem Xerophytenleben angepaßt. Sie stehen am Stengel einander gegenüber; in der Achsel jedes Blattes hat sich in der Regel eine Anzahl von sechs bis acht Blättern entwickelt.

Betrachtet man ganz junge Keimpflanzen (Fig. 1,5) so sieht man dagegen, daß die Blätter, obgleich klein, sehr breit sind. Keimpflanzen von einer Höhe von etwa 1 Dezimeter (Fig. 1,1) fangen schon an, an den Spitzen ihrer Triebe schmälere Blätter zu zeigen. Junge Pflanzen, welche durch irgendwelche Ursache sehr stark gegen den Boden gebogen

1) K. Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl., 1913, I. Teil, S. 398—403.

sind, entwickeln vielfach einige Triebe mit breiten Blättern (Fig. 1,2). Auch in der Achsel der Blätter, wo sich an jüngeren Pflanzen Blätter entwickeln können, sind diese etwas breiter wie gewöhnlich, sie sind jedoch nicht so breit wie die gegenüberstehenden Blätter am Trieb

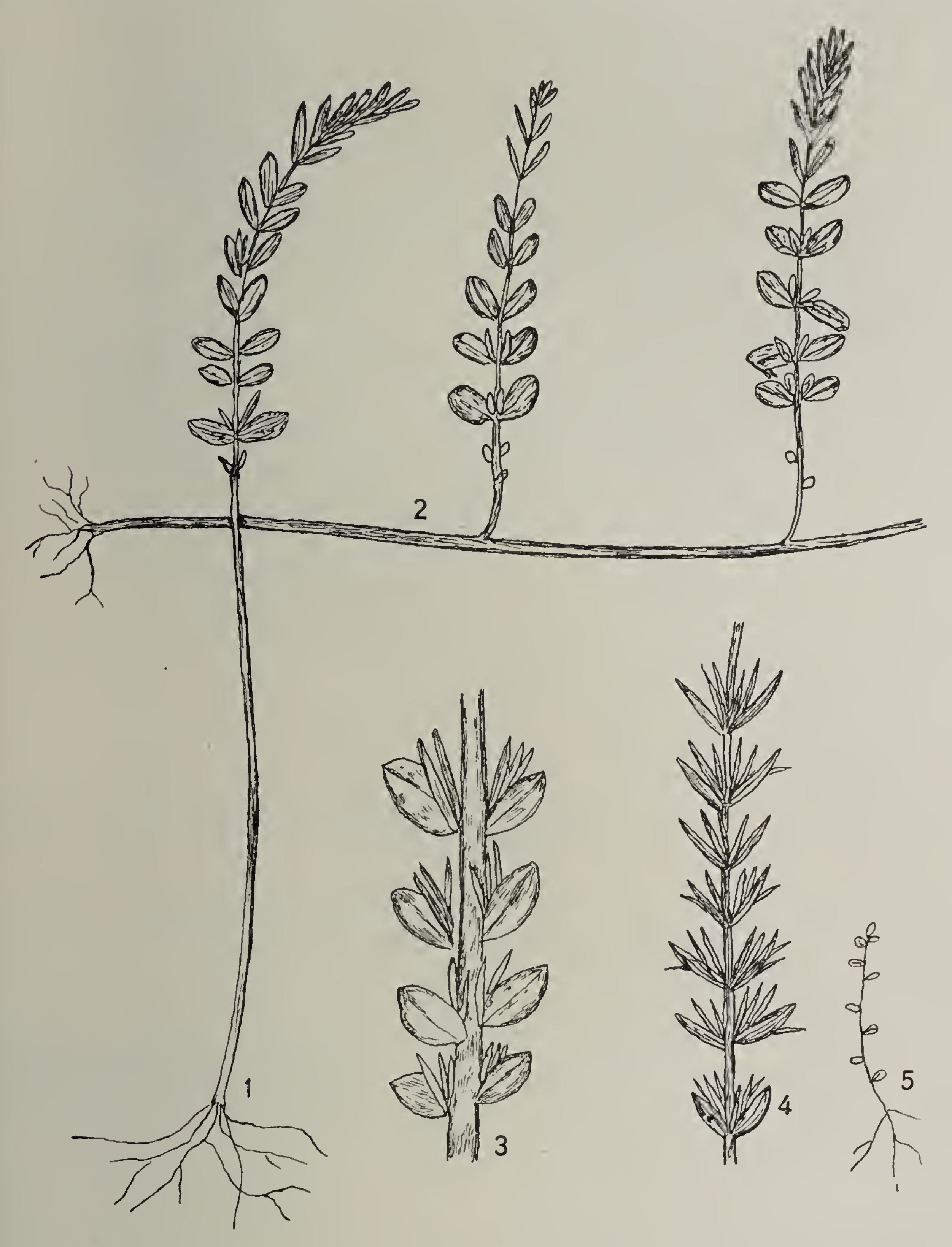


Fig. 1. Jugendformen von Hypericum aspalathoides. 1, 2 ältere Keimpflanze, 3 Zweig einer jungen Pflanze, 4 Zweig einer alten Pflanze, 5 junge Keimpflanze.

Bei älteren Keimpflanzen sieht man, daß die gegenüberstehenden Blätter der Triebe lange Zeit breit bleiben, jedoch in ihren Achseln die nadelförmigen Achselblätter entwickeln. An hohen Sträuchern jedoch, welche ihre Jugendstufe verlassen haben, werden die Blätter alle ohne Ausnahme nadelförmig (1,4).

Das breite mesophylle Blatt ist ganz anders gebaut wie das nadelförmige xerophylle (Fig. 3). Man sieht sofort, daß das Blatt überall

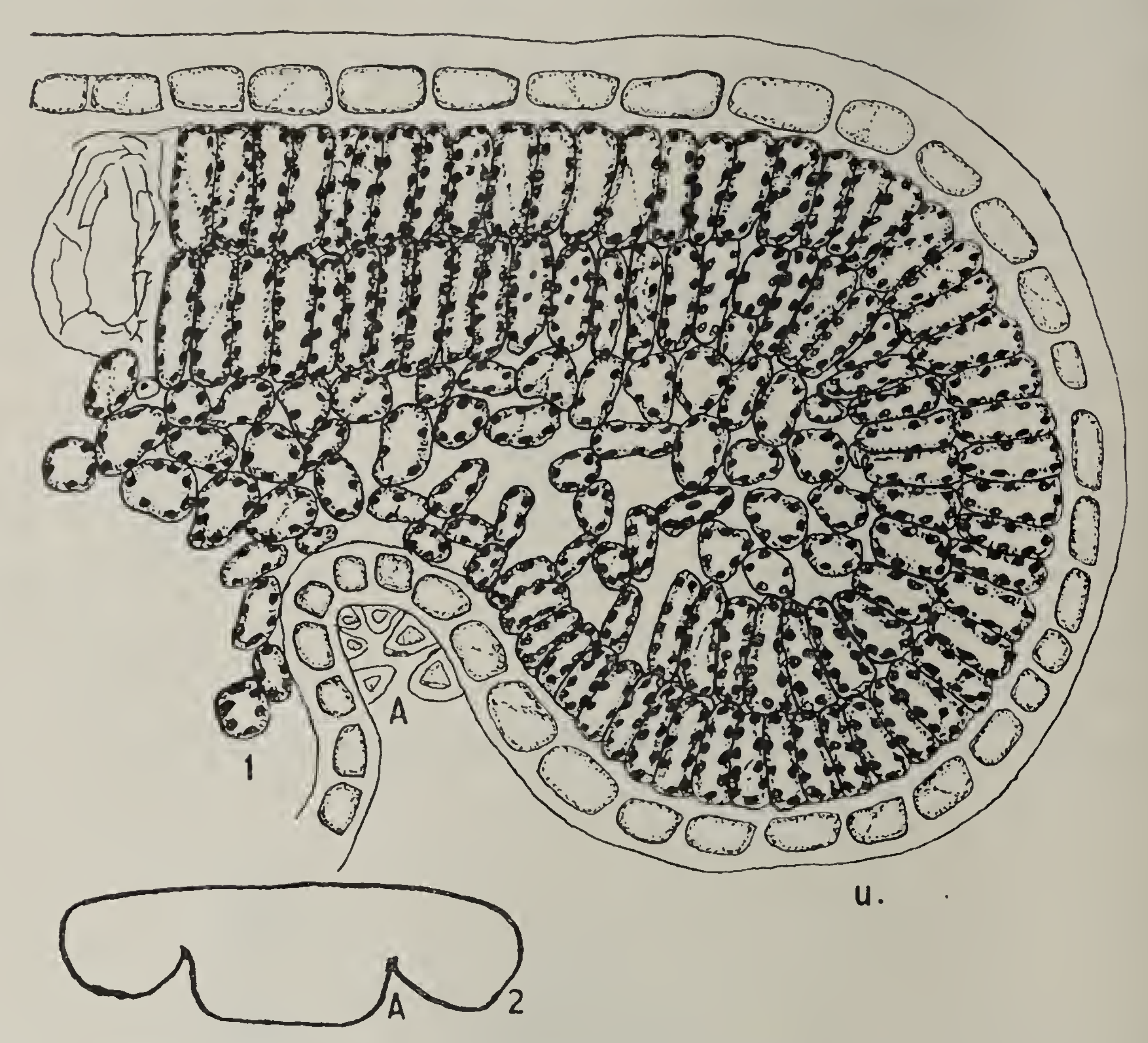


Fig. 2. Jugendformen von Hypericum aspalathoides. Querschnitt durch ein xerophylles Blatt.

flach ist, die Cuticula ist sehr dünn; die Epidermiszellen der oberen Epidermis sind ganz eben, die der unteren Epidermis sind papillenartig. Das Palisaden-Parenchym ist aus einer Reihe zusammengesetzt, die von einem gut gebildeten Schwammparenchym aufgefolgt wird. Die Stomata sind wie bei jedem anderen mesophyllen Blatt gebaut.

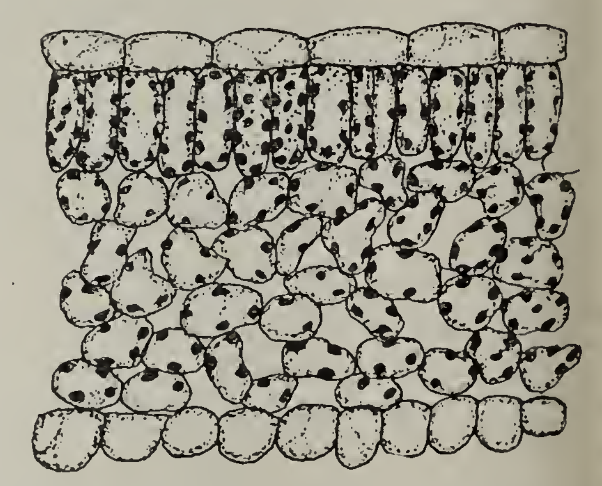


Fig. 3. Jugendformen von Hypericum aspalathoides. Querschnitt durch ein mesophylles Blatt.

Das xerophylle Blatt (Fig. 2, 1,2) dagegen besitzt eine sehr dicke Cuticula; die Epidermiszellen haben dieselbe Größe wie das mesophylle Blatt, aber die innere Zellmembran ist hier dick. Der obere und untere Epidermis wird von je zwei Reihen Palisadenzellen aufgefolgt, dazwischen befindet sich, inmitten des Blattes, das Schwammparenchym. Das xerophylle Blatt zeigt auf

dem Querschnitt ein ganz anderes Aussehen wie das mesophylle, es ist nicht flach, sondern ist geflügelt, wie Fig. 2, 2 zeigt. Die Flügel sind kleiner und runder wie der zentrale Teil des Blattes, das von einem kräftigen Gefäßbündel eingenommen wird. Die Epidermiszellen an der Unterseite des Blattes sind überall flach, jedoch haben sie bei A. papillenähnliche Anhänge, wo sich die Stomata in ihrer Nähe entwickelt haben.

Diese xerophylle Blattform ist ganz von dem Sonnenlicht abhängig. Ich kultivierte dieses Hypericum, welches an seinen Zweigen auf eine bedeutende Länge mit xerophyllen Blättern versehen war, im Schatten um; der Erfolg war, daß sich bald mesophylle Blätter entwickelten, welche jedoch sofort wieder von xerophyllen aufgefolgt wurden, wenn sie dem scharfen Sonnenlicht ausgesetzt wurden. Die Blattanatomie war demnach, wie zu erwarten, namentlich ganz xerophyll gebaut bei den schmalen, und mesophyll bei den breiten Blättern, wie das aus den Abbildungen 2 und 3 zu ersehen ist.

Zur Biologie der Bangia fusco-purpurea Lyngb.

Von **Heinrich Walter.**

Mit 6 Abbildungen im Text.

Wohl selten ist ein Organismus in der freien Natur so extremen Konzentrationsschwankungen ausgesetzt, wie die über dem Flutniveau in der Spritzregion wachsenden Algen, zu denen auch Bangia fusco-purpurea gehört. Bei Sturm werden sie fortwährend von normalem Seewasser bespült, stille See ist gleichbedeutend mit Austrocknen und Konzentrieren des Seewassers bis zur gesättigten Salzlösung; kommt jetzt plötzlich ein Regen, so gelangt die Alge in fast salzfreies Wasser.

Diese ungünstigen Lebensbedingungen können, trotz der außerordentlichen Widerstandsfähigkeit der Bangia, nicht ohne Einfluß auf den Organismus bleiben. Tatsächlich konnte ich an aus Helgoland stammendem Alkoholmaterial merkwürdige Zelldeformationen innerhalb der Algenfäden beobachten. Sie liegen einzeln oder gruppenweise. Die Zellen sind oft auf einer Seite eingestülpt, auf der anderen ausgestülpt, häufig sind einzelne, ja zuweilen eine ganze Reihe nebeneinander liegender Zellen von anderen durchwachsen, so daß nur ganz helle Ringe von ihnen verbleiben (s. Fig. 1 u. 2).

Während eines kurzen Aufenthaltes auf Helgoland kam ich auf diese Erscheinungen, da ich entsprechende Angaben in der Literatur nicht fand, nochmals zurück. An lebendem Material läßt es sich leicht nachweisen, daß sowohl die deformierten Zellen, wie auch die durchwachsenen tot sind. Sie fallen meist schon durch ihren homogenen Zellinhalt sowie die hellere Färbung auf.

Versucht man Bangiafäden zu plasmolysieren (man legt sie zu diesem Zweck am besten gleich in gesättigte Natriumchlorid-Lösung), so schrumpft der Zellinhalt der lebenden Zellen zusammen unter gleichzeitiger Verquellung der inneren gallertigen Membranschichten, so daß keine Ablösung des Plasmas von der Membran zustande kommt. Überträgt man die Algenfäden dagegen in Regenwasser, so bläht sich der

Zellinhalt stark auf, wobei zahlreiche Vakuolen auftreten; die gallertige Membran dagegen wird stark zusammengepreßt und bleibt nur als heller Saum sichtbar. Diese Verhältnisse, speziell auch die verhältnismäßig geringen Volumveränderungen des Zellinhaltes (einer Konzentrationserhöhung der Außenlösung um etwa das 9fache entspricht nur eine Volumverminderung des Zellinhaltes um das $2^1/_2$fache) sind an anderer Stelle bereits genau besprochen und erklärt worden (H. Walter 1923) hier will ich nur auf die Ursachen der Absterbeerscheinungen etwas näher eingehen. Berthold (1882) gibt an, daß das Austrocknen von Bangia in diffusem Lichte viele Monate ertragen wird, während Sonnenlicht sie rasch abtötet, daher verschwindet die Alge in Neapel auch regelmäßig in der Zeit von Juni bis Oktober fast vollständig. Auf Helgoland soll sie sich, soviel ich erfahren konnte, normalerweise das ganze Jahr über halten; im äußerst heißen und sonnenreichen Sommer 1921 war sie jedoch im August bis auf einige gegen die Mittagssonne geschützte Stellen am Wellenbrecher verschwunden.

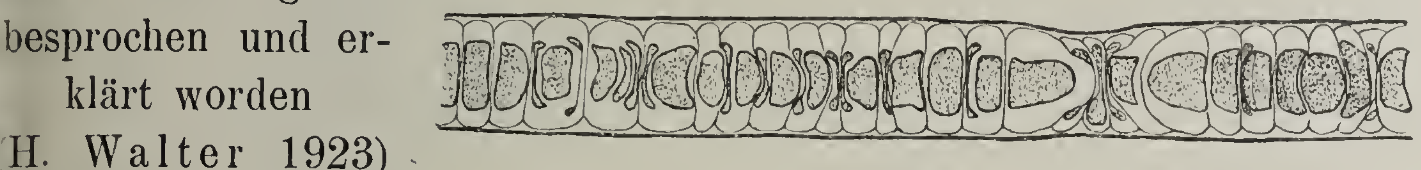


Fig. 1.

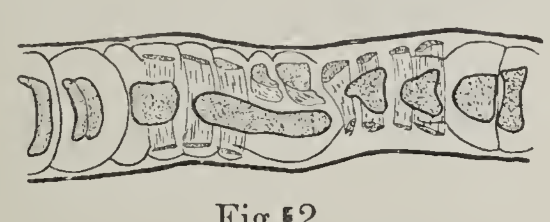


Fig. 2.

Aber es fragt sich, ob nicht die extremen Konzentrationsveränderungen, denen die Alge fortwährend ausgesetzt ist, allein schon genügen, um das Absterben von einzelnen Zellen oder Zellgruppen zu verursachen. Diese Frage sollte experimentell geprüft werden[1]).

Verhalten von Bangia bei extremem Konzentrationswechsel.

Normale Bangiafäden wurden abwechselnd in gesättigte NaCl-Lösung und Regenwasser übertragen. Es zeigte sich dabei, daß bei mehrmaligem Wiederholen ein Teil der Zellen sich in Regenwasser nicht mehr ausdehnte. Diese toten Zellen lagen ohne bestimmte Ordnung zwischen den lebenden, welche dank der starken Volumvergrößerung in Regenwasser die an die tote Region grenzenden Zellen in diese hineinpressen, da ein Gegendruck von der abgestorbenen Partie nicht ausgeübt wird. Durch die einseitige Druckwirkung kommt eine starke

1) Über das Verhalten anderer Algen gegenüber Konzentrationsänderungen vgl. Oltmanns (1891, 1892, 1895) und Osterhout (1917). Über die Kälteresistenz verschiedener Algen hat Kylin (1917) einige Beobachtungen veröffentlicht; auch hier erwies sich Bangia als sehr resistent.

mechanische Deformation zustande, die das Absterben der Zelle zur Folge hat. Der zuvor stark vakuolisierte Zellinhalt wird dabei vollkommen schaumig, die Umrisse des Chromatophoren werden undeutlich; plötzlich koaguliert das Plasma, indem es körnig wird, und der Zellinhalt sinkt unter Quellung der Membran in sich zusammen. Jetzt gewinnt die Nachbarzelle Raum, sie stülpt sich vor, bis sie ihrerseits wieder abstirbt. Fig. 3a u. b zeigt diese Verhältnisse: rechts liegen drei bereits abgestorbene Zellen und eine im Absterben begriffene (Fig. 3a), die von der Nachbarzelle bereits deformiert wird und eine hantelförmige Gestalt angenommen hat. In Fig. 3b ist sie und die Nachbarzelle bereits abgestorben und zusammengeschrumpft. Die Membran ist aufgequollen, die Deformation der Zelle ist aber noch deutlich erhalten geblieben. Wenn das Absterben von einer toten Region ausgeht, so wird die Deformation immer in derselben Richtung stattfinden, wie z. B. auf Fig. 4, wo von einer mittleren Zelle aus das Absterben in beiden Richtungen fortschritt. Man kann also bei Betrachtung einer toten Region sagen, in was für einer Reihenfolge die Zellen abstarben. Liegt die Zelle zwischen zwei lebenden, so daß der Druck von beiden Seiten wirkt, so wird sie nur zusammengepreßt und wird dann scheibenförmig. Sterben dagegen die Zellen während ihres Verweilens in gesättigter NaCl-Lösung ab, so werden sie nicht deformiert, da sie ja nur ein geringes Volumen einnehmen und folglich auch keinen gegenseitigen Druck ausüben; sie werden in diesem Falle nur einen geringen Durchmesser haben. Aus der Form der abgestorbenen Zellen lassen sich also auch Rückschlüsse auf die Bedingungen, unter denen das Absterben eintritt, ziehen. Man wird mir vielleicht zum Vorwurf machen, daß ich gesättigte NaCl-Lösung an Stelle von konzentriertem Seewasser nahm. Wie man aber gleich sehen wird, hatte die NaCl-Lösung keine spezifisch giftige Wirkung.

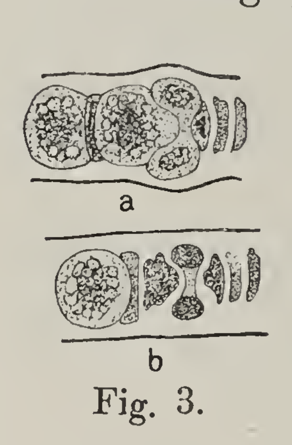
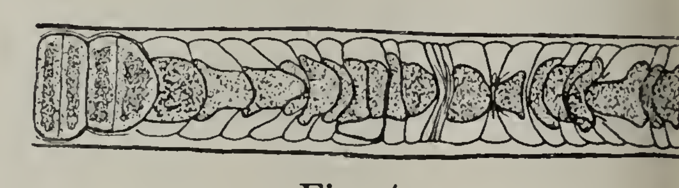


Fig. 3.


Fig. 4.

Verhalten in extremen Lösungen unter konstanten Bedingungen.

Es sollte festgestellt werden, ob nur der Konzentrationswechsel am Absterben schuld ist oder ob die Alge gegen Regenwasser und gesättigte NaCl-Lösung als solche schon empfindlich ist.

Es wurden zu diesem Zwecke Vergleichskulturen in gesättigter NaCl-Lösung, in Meerwasser und in Regenwasser angesetzt. Alle 24 Stunden wurde eine Probe zur Kontrolle entnommen. Im Laufe von 5 Tagen blieben die Fäden in gesättigter NaCl-Lösung vollkommen frisch. Die Zellen waren stark geschrumpft, schwollen aber, in Regenwasser gebracht, bis auf wenige Ausnahmen sofort wieder an. Viel schlechter hielt sich Bangia in Regenwasser. Eine Kultur war schon nach 48 Stunden abgestorben, die andere erst nach 5 Tagen. Die basalen Partien der Fäden schienen dabei widerstandsfähiger zu sein, wie sie es auch im Freien sind. Das Absterben ging auch hier nicht gleichzeitig vor sich, so daß die noch lebenden Zellen Zeit hatten, die toten zu deformieren. Die Bilder, die man dabei bekam, zeigten eine vollkommene Übereinstimmung mit Fig. 1. Es kann deshalb keinem Zweifel unterliegen, daß tatsächlich die ungünstigen, mit den starken Konzentrationsänderungen verbundenen Lebensbedingungen die Ursache der so häufig bei Bangia beobachteten Deformationen sind. Zum Vergleich wurden dieselben Kulturen mit Enteromorpha und Cladophora hamosa angesetzt. Erstere erwies sich im Laufe von 5 Tagen sowohl gegen Regenwasser als auch gegen gesättigte NaCl-Lösung als vollkommen unempfindlich. Cladophora dagegen blieb wohl in Regenwasser lebendig, deplasmolysierte sich in gesättigter NaCl-Lösung aber schon nach 3 Tagen nicht mehr.

Es ist interessant, daß alle hier erwähnten drei Formen oder ihnen verwandte ins Brack- oder Süßwasser übergehen, was eine größere Unempfindlichkeit gegen Konzentrationsänderung schon von vornherein voraussetzt.

Restitutionserscheinungen bei Bangia.

Es ist zu erwarten, daß eine Alge wie Bangia, bei der unter ungünstigen Lebensbedingungen einzelne Teile des Thallus absterben, die Befähigung besitzen muß, dieselben zu restituieren. Um dieses nachzuprüfen, wurden einzelne Fäden in kurze Stücke geschnitten und unter Deckglas in Kultur genommen. Der Objektträger wurde schräg gestellt und mittels Filtrierpapierstreifen ein ständiger Strom von frischem Meerwasser unterhalten. Da die Gallerte innerhalb eines Bangiafadens durch den Turgordruck einerseits und die feste Kutikula andererseits immer in etwas entquollenem Zustande gehalten wird[1], so tritt an der Wundstelle immer etwas von ihr hervor. Die der Wundstelle am

1) Genaueres darüber s. in meiner oben zitierten Arbeit.

nächsten liegenden Zellen sterben meist rasch ab, was sofort daran zu erkennen ist, daß der Zellinhalt homogen und stark lichtbrechend wird und eine grünliche Färbung annimmt. Sehr bald zeigt sich ein deutlicher Unterschied im Verhalten des unteren und des oberen Endes. An letzterem rundet sich die Zelle am freien Ende etwas ab, bildet gewöhnlich eine neue Kutikula und nimmt somit das Aussehen eines gewöhnlichen apikalen Fadenendes an. Anders verhält sich dagegen die basale Zelle in allen Fällen, in denen deutliche Restitution eintrat. Sie wächst aus und bildet sehr bald ein Rhizoid. Das Rhizoid dringt in die hervorgepreßte Gallerte vor, wächst aber nicht aus derselben heraus. Weiter ging die Restitution nicht und die Fäden starben unter diesen ungünstigen Kulturbedingungen ab. Sehr interessant waren aber die Fälle, in denen innerhalb des abgestorbenen Fadens einzelne Zellen lebendig blieben. Diese Zellen vergrößerten rasch ihr Volumen, schoben die toten Zellen zusammen und fingen an zu wachsen und sich zu teilen. Auf Fig. 5 ist eine solche Zellgruppe in einem abgestorbenen Faden dargestellt. Am intensivsten ist das Wachstum der Endzellen, aber auch hier zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen dem oberen und unteren Ende. Die Zellen des oberen Endes teilen sich viel häufiger, sie behalten deshalb ihre breite und kurze Form bei und schieben die toten Zellen vor sich zusammen. Die untere Zelle dagegen verlängert sich und spitzt sich nach unten zu. Die toten Zellen werden deshalb nur in der Mitte eingedrückt und ein Rest bleibt am Rande noch als Ring erhalten. Wenn die Zelle auch eine Tochterzelle abgrenzt, so verlängert sich das untere Ende doch immer mehr und immer zahlreichere tote Zellen werden durchwachsen. Wenn wir uns jetzt noch einmal Fig. 2 ansehen, so fällt uns sofort die große Ähnlichkeit der Erscheinungen in die Augen. Der

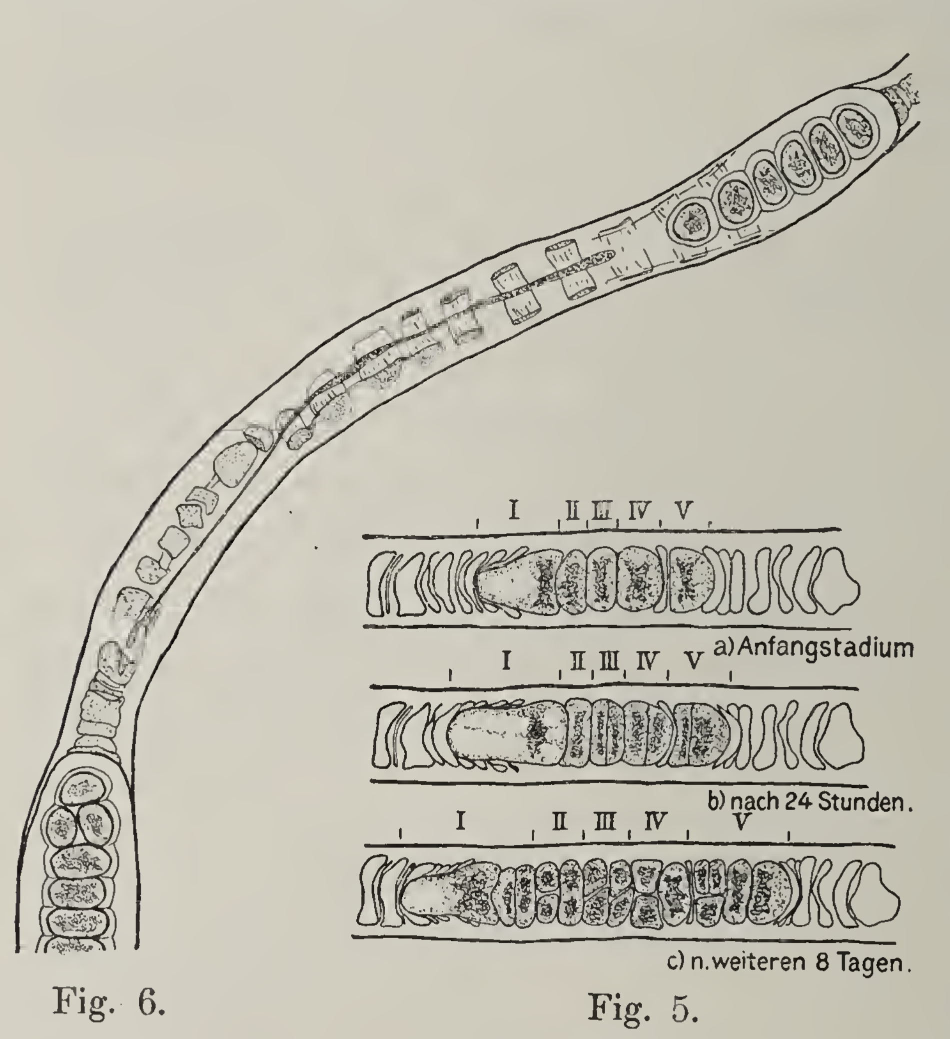


Fig. 6.

Fig. 5.

einzige Unterschied ist nur, daß wir es auf Fig. 5 mit wenigen lebenden Zellen innerhalb eines toten Fadens zu tun hatten, auf Fig. 2 dagegen mit einer aus wenigen Zellen bestehenden toten Region, in die die lebenden Zellen von beiden Seiten hineinwachsen. Aber auch hier tritt deutlich der Unterschied bei den nach oben und unten wachsenden Zellen hervor. In allen beobachteten Fällen war es immer nur eine, und zwar die zum basalen Ende wachsende Zelle, die rhizoidförmig auswuchs. Daß wir in diesen Fällen tatsächlich von Rhizoidbildung sprechen können, sieht man aus Fig. 6, wo innerhalb eines abgestorbenen Fadens sich ein neuer Faden gebildet hat, dessen basale Zelle zu einem langen Rhizoid ausgewachsen ist. Von der toten Region haben sich die lebenden Zellen durch eine deutliche Kutikula abgegrenzt. Zu einem solchen Faden wären unter normalen Bedingungen wohl auch die Zellen von Fig. 5 ausgewachsen. Die am Alkoholmaterial beobachteten Durchwachsungserscheinungen sind demnach als Restitution abgestorbener Fadenteile zu deuten.

Es ist uns somit gelungen, die in der Natur vorkommenden Deformationen auch unter künstlichen Versuchsbedingungen zu erhalten.

Ähnliche Anomalien findet man für Bangia schon in den Tabulae phycologicae von Kützing (1853, Taf. 30 IV b, c, d) abgebildet. In späteren Werken habe ich sie nicht wieder erwähnt gefunden. Auch bei anderen, unter ungünstigen Bedingungen lebenden Algen scheinen ähnliche Bildungen vorzukommen. Einzelne deformierte abgestorbene Zellen zwischen anderen lebenden erwähnen Imhäuser (1889) und Fritsch (1922) für die Hormidiumform von Prasiola crispa. Durchwachsungserscheinungen hat Wille (1901, Taf. II, Fig. 66) bei Ulothrix pseudoflacca abgebildet.

Rhizoidbildung bei Bangia.

Wir sahen, daß bei der Restitution von abgestorbenen Teilen die Zellen einen deutlichen polaren Unterschied an den beiden Enden aufwiesen, indem nur das untere Ende zu einem Rhizoid auswuchs. Bei den Kulturen unter dem Deckglas fielen oft einzelne Zellen aus den Fäden heraus. Diese freiliegenden Zellinhalte keimten ebenfalls ausnahmslos aus. Um die Zelle herum sonderte sich etwas Gallerte ab; an einer Seite bildete sich dann eine Ausstülpung, die zu einem Rhizoid auswuchs. Ob die Bildung des letzteren auch in diesem Falle von der unteren Seite der Zelle ausging, konnte nicht festgestellt werden. Hatte sich aber das Rhizoid einmal ausgebildet, so war der Faden polar orientiert. Er teilte sich mehrmals der Quere nach, wobei die untere

Rhizoidzelle bald abstarb, was an der Veränderung der Färbung leicht zu bemerken ist. Weiter gelang die Beobachtung in Kulturen nicht. Ist aber die Rhizoidzelle tot, so muß, nach den Restitutionserscheinungen zu urteilen, die zweite Zelle zum Auswachsen angeregt werden [1]) und ihrerseits nach unten ein Rhizoid bilden. Darauf stirbt auch sie ab und die dritte Zelle wächst rhizoidförmig aus. Auf diese Weise kommt dann die eigentümliche Rhizoidbildung an den basalen Teilen der Bangiafäden zustande (Abb. s. bei Reinke 1878, Taf. XII, Fig. 1). Je älter ein Faden wird, desto mehr Zellen bilden sich an seinem unteren Ende zu Rhizoiden um. Da die Zellen dabei immer sehr schmal sind, so tritt Durchwachsung nicht ein. Gelegentlich aber stirbt auch eine Zelle ohne auszuwachsen ab und behält ihren breiten Durchmesser, sie wird dann von den herunterwachsenden Rhizoiden durchbrochen. Alle Rhizoiden bleiben innerhalb der Gallerthülle. Mit der sich vergrößernden Zahl der Rhizoiden wird die Anheftungsstelle etwas ausgeweitet. Die feste Kutikula verhindert den Fäulnisorganismen den Zutritt, so daß die basalen Fadenenden trotz der absterbenden Zellen ihre Festigkeit nicht verlieren. Daß die Länge der Rhizoiden tatsächlich von dem ihnen innerhalb der Gallerthülle zur Verfügung stehenden Raum bedingt wird, sieht man aus dem Umstande, daß bei jungen, epiphytisch auf alten wachsenden Keimpflanzen das Rhizoid oft in die Gallertmembran der Unterlage hereinwächst und dann eine bedeutende Länge erreicht.

Heidelberg, Botanisches Institut.

Literaturnachweis.

1882. Berthold, Die Bangiaceen des Golfes von Neapel (Fauna und Flora d. Golfes v. Neapel VIII).
1922. Fritsch, The moisture relations of terrestrial algae (Ann. of Bot. **36**, 1).
1889. Imhäuser, Entwicklungsgeschichte und Formenkreis von Prasiola (Flora, N. R. 47).
1853. Kützing, Tabulae phycologicae, Bd. III.
1917. Kylin, Über die Kälteresistenz d. Meeresalgen (Ber. d. deutsch. bot. Ges. **35**, 370).
1891. Oltmanns, Über die Bedeutung der Konzentrationsänderung für das Leben der Algen (Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, X, 19. Febr.).
1892. Ders., Über die Kultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen (Jahrb. f. wiss. Bot. **23**, 349).
1895. Ders., Über die Kultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen (Flora, H. 1).
1917. Osterhout, Tolerance of fresh water by marine plants and its relation to adaptation, Bot. Gaz. **63**).
1878. Reinke, Über die Geschlechtspflanzen von Bangia fusco-purpurea Lyngb. (Jahrb. f. wiss. Bot. **11**, 274).
1923. Walter, Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse (Jahrb. f. wiss. Bot. 62).
1901. Wille, Studien über Chlorophyceen, I—VII. Christiania.

1) Vgl. dazu Haberlandt, Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung usw. (Biolog. Zentralbl. 1922, **42**, 145). Zusammenfassender Bericht, dort auch Literatur.

Neue Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie der Pflanzen.

Von **F. W. Neger**, Dresden.

Mit 1 Abbildung im Text.

---

1. Eine bequeme Reaktion zum Nachweis von Indigo in Pflanzen.

Für den Nachweis von Indigo in Pflanzen empfiehlt Molisch (1921) die sogenannte Alkohol- oder Ammoniakprobe: längeres Verweilen der zu prüfenden Blätter in einer Atmosphäre von Alkohol oder Ammoniak, wobei die Zellen getötet werden, das Indikan gespalten und das Indoxyl zu Indigo oxydiert wird.

Diese Bildung von Indigo aus dem nativen Indikan kann auf noch viel einfachere Weise und in wenigen Minuten folgendermaßen erzielt werden:

Man hält ein Blatt der zu prüfenden Pflanze — ich arbeitete mit Blättern von Phajus und Calanthe — einige Sekunden lang über die Flamme eines Mikrobrenners oder eines Streichholzes und läßt dann abkühlen. Nach 1—2 Minuten zeigt sich, daß die erwärmte Stelle von einem dunkelblauen Ring umgeben ist. Wird das Blatt nun durch Kochen mit Alkohol entgrünt — wie bei Anstellung der Sachsschen Jodprobe — so tritt der blaue Ring besonders deutlich hervor.

Ein Flächenschnitt aus der blauen Zone zeigt nun — besonders nach Zugabe von Schwefelsäure — eine massenhafte Ansammlung von winzigen blauen Indigokristallen.

Der ganze Vorgang ist offenbar, wie folgt, zu erklären: Aus der stark erwärmten Stelle sublimiert das entstehende Indoxyl nach den kühleren Teilen des Blattes und schlägt sich dort nieder. In der Tat wird man beobachten, daß der erhitzte Teil des Blattes fast frei ist von Indigofarbstoff — Kochen desselben mit Wasser erzeugt fast keine Blaufärbung — während in der blauen Ringzone eine starke Anhäufung des Farbstoffes stattgefunden hat, die beim Kochen mit Wasser in Lösung geht.

Die Entgrünung mit Alkohol ist indessen nicht unbedingt erforderlich; denn der blaue Ring um die erhitzte Zone erscheint auch im grünen Blatt sehr deutlich. Die Reaktiou eignet sich sehr gut zum Vorlesungsversuch.

2. Die Sekretkugeln in den Blättern und Blattstielen von Begoniaarten.

Radlkofer (1890) und später Fellerer (1892) fanden in den Blättern zahlreicher Begoniaarten eigentümliche Körper, die sie den Zystolithen von Momordica charantia an die Seite stellten, woraus u. a. der Schluß gezogen wurde, daß die Begoniaceen den Cucurbitaceen verwandtschaftlich nahe stünden.

Fellerer, der diese Körper näher untersuchte, unterschied dann (nach dem Vorschlag von Radlkofer) „Cystostylen" und „Cystosphären", erstere mehr oder weniger geschichtet, letztere ungeschichtet, beide stark lichtbrechende Kugeln darstellend, die paarweise im besonderen durch eine Querwand geteilten Zellen liegen.

Ohne auf alle in den Abhandlungen von Radlkofer und Fellerer mitgeteilten Angaben einzugehen, möchte ich hier nur einen Punkt behandeln, nämlich die chemische Natur der Sekretkugeln, insbesondere der ungeschichteten — als Cystosphären bezeichneten — bei B. convolvulacea, B. vitifolia u. a.

Aus gewissen Reaktionen schloß Fellerer, daß der stark lichtbrechende Inhalt der Cystosphären ein Gummiharz sei.

Nun geben aber die Cystosphären — besonders von Beg. convolvulacea, weniger von B. vitifolia — wenn sie aus den Trägerzellen befreit werden, eine Reaktion, welche ganz eindeutig auf eine fettartige Substanz — etwa ein Phytosterin — hinweist.

Drückt man einen Blattstiel von Beg. convolvulacea, in dem sich die Sekretkugeln vorwiegend in den hypodermalen Zellen befinden, aus und fängt den Tropfen auf dem Objektträger auf, so finden sich in diesem Tropfen neben zahlreichen Kalkoxalatkristallen stets einige isolierte Sekretkugeln. Gibt man nun nach Auflegen eines Deckglases hierzu vorsichtig einen Tropfen verdünnte Kalilauge oder Ammoniak, so beobachtet man, daß die Sekretkugeln, die zuerst kristallklar waren, eine körnige Beschaffenheit annehmen, hierauf wieder durchsichtig werden und schließlich zu prachtvollen Myelinformen (Fäden, Keulen, Blasen usw.) auswachsen (Fig. 1 c).

Ich möchte behaupten, daß die Sekretkugeln von B. convolvulacea ein ausgezeichnetes Schulbeispiel für

die Demonstration von Myelinformen darstellen. (Die Pflanze findet sich ja auch in vielen botanischen Gärten in Kultur.)

Nach den Untersuchungen von Senft (1907) ist Myelinbildung an die Anwesenheit von freien Fettsäuren gebunden. Es ist somit kein Zweifel, daß die Sekretkugeln der genannten Begoniaart freie Fettsäure enthalten, vermutlich in Fett gelöst. Dafür spricht der Umstand, daß die Kugeln auch die meisten Fettreaktionen (Sudanrot, Alkannatinktur) geben. Myelinbildung ist eine Art von Verseifung; und in der Tat lösen sich die Sekretkugeln bei längerer Einwirkung des Alkalis vollkommen auf.

Fellerer konnte diese Beobachtung nicht machen, vermutlich weil er vorwiegend Herbarmaterial untersuchte und die Kugeln auch nicht isolierte. Läßt man Alkali auf einen Querschnitt oder einen abgezogenen Hautstreifen einwirken, so erfolgt zwar auch Myelinbildung — unter Platzen der Sekretkugel — aber die Myelinfäden fließen — wegen Mangel an Raum — sofort zu gelblichen Tropfen zusammen, ein Vorgang, den Fellerer in seiner Arbeit auch erwähnt.

Nun noch einiges über die angebliche Beziehung der Cystosphären zu den Cystolithen, auf die Fellerer großen Wert legt.

Fellerer will gefunden haben, daß die Cystosphären mittels eines Stieles der gemeinsamen Scheidewand der beiden Trägerzellen aufsitzen. Ich gebe zu, daß man hie und da den Eindruck erhält, als ob ein solcher Stiel vorhanden wäre. Wenn aber die beiden Sekretkugeln von der Scheidewand einigermaßen entfernt sind, so kann man sich leicht überzeugen, daß ein solcher Stiel nicht vorhanden ist.

Fig. 1.
a Zwei Trägerzellen mit je einer Sekretkugel.
b Zwei Trägerzellen nach Extraktion des Inhalts mit Alkohol.
c Sekretkugel isoliert und mit KOH behandelt: Reiche Myelinbildung.
Alles von Beg. convolvulacea. Vergr. 200.

Läßt man auf ein Stück Blattstielhaut von B. convolvulacea (oder B. vitifolia) Alkohol einwirken, so löst sich der ölartige Inhalt allmählich und nach einiger Zeit sieht man, daß der leere, aus einer Vakuolenmembran bestehende Sack (der ursprünglich die Sekretkugel umschloß) an zarten Plasmafäden in der Trägerzelle suspendiert ist (Fig. 1 b). Derartige Plasmafäden dürften Fellerer die Anwesenheit eines Cystosphärenstiels vorgetäuscht haben.

Damit dürfte die von Fellerer vermutete Beziehung der Cystosphären zu echten Cystolithen hinfällig werden, und dies um so mehr, als bei anderen Begoniaarten (z. B. B. Rex, an den Nerven der Blattunterseite) ähnliche Fettkugeln in anderer Anordnung (aber von mehr oder weniger gleicher chemischer Zusammensetzung) vorkommen, bei deren Anblick niemand auf einen Vergleich mit Cystolithen kommen wird.

Das Auffallende bei dieser letztgenannten Pflanze ist, daß die Sekretkugel bald als einziger, riesiger, stark lichtbrechender Tropfen die Zelle nahezu ausfüllt, bald in mehrere kleinere oder in zahlreiche sehr kleine, oder endlich in eine feine verteilte Emulsion — mit lebhafter Brownscher Molekularbewegung — zerfallen ist.

Das Vorkommen der Sekretkugeln in den Begoniaarten ist so vielgestaltig, daß — nicht nur vom Standpunkt der vergleichenden systematischen Anatomie, sondern auch von physiologischen Gesichtspunkten aus — eine erneute Untersuchung dieser Verhältnisse — und zwar möglichst an frischem, lebendem Material — Fellerer standen hauptsächlich nur Herbarpflanzen zur Verfügung — recht lohnend erscheint.

3. Die Tonerdekörper in den Blättern von Symplocosarten.

Radlkofer beschrieb zuerst (1904) eigentümliche in den Blättern von gewissen Symplocosarten (besonders deutlich bei der brasilianischen S. lanceolata) auftretende Körper, die in Form von Schollen oder Kugeln die Palisadenzellen (weniger andere Zellen das Mesophylls) erfüllen, und die am besten sichtbar werden, wenn die Schnitte in einer kein freies Alkali enthaltenden Javelleschen Lauge gebleicht werden.

Den Weg zur Ermittlung der chemischen Natur dieser Körper fand Radlkofen durch eine Notiz bei Rumphius (1743), wo erzählt wird, daß gewisse ostasiatische Pflanzen[1]) von den Eingeborenen als Tonbäume (Arbor aluminosa) bezeichnet und ihre Asche zum Beizen von Geweben verwendet wird. Eine Analyse der Asche von Blättern der brasilianischen S. lanceolata (ausgeführt von Prof. Hofmann) ergab in der Tat einen enorm hohen Gehalt an Tonerde, nämlich 46,2 % Al_2O_3 (neben 6 % S_1O_1).

Trotz dieser für die Tonerdenatur der fraglichen Körper sprechenden Angaben, bezweifelt Kratzmann (1913) die Richtigkeit der Schlüsse

1) Höchst wahrscheinlich Symplocosarten.

Radlkofers (er findet die Schollen nur in zwei Arten S. lanceolata und S. polystachya) und bezeichnet es als nicht erwiesen, daß die Körper aus Tonerde bestehen.

Angesichts dieser Sachlage erschien es mir aussichtsvoll, die ganze Frage von einer anderen Seite anzufassen, nämlich Symplocospflanzen in tonerdefreier, bzw. tonerdehaltiger Nährlösung von verschiedenem Gehalt zu ziehen und dann zu beobachten, ob die fraglichen Tonerdekörper auftreten oder nicht, sowie, welchen Einfluß der mehr oder weniger große Gehalt der Nährlösung an Aluminiumsalzen auf das Gedeihen der Pflanze hat.

Die Ausführung dieses Planes stieß insofern auf Schwierigkeiten, als Symplocosarten z. Zt. in botanischen Gärten fast nicht kultiviert werden. Es gibt wohl nur eine bei uns im Freien überwinternde Art: S. crataegoides Buch.-Ham., die aber in den meisten botanischen Gärten nicht echt vertreten ist (im hiesigen botanischen Garten erwies sich als Rhamnus cathartica, was im japanischen Quartier als S. crataegoides steht).

Überdies enthält S. crataegoides in ihren Blättern keine „Tonerdekörper".

Es gelang mir schließlich aus dem botanischen Garten Königsberg[1]) keimfähige Samen von S. japonica zu erhalten und mit diesen den angedeuteten Versuch anzustellen.

S. japonica A. DC. besitzt zwar lange nicht so große und auffallende Tonerdekörper wie S. lanceolata, gleichwohl ergab der Versuch ein durchaus eindeutiges Resultat.

Die Samen wurden in ausgewaschenem Quarzsand angekeimt und die Keimlinge in Nährlösungen von folgender Zusammensetzung weiter kultiviert:

I.	Knopsche Lösung ohne Al.				
II.	„	„	+ 0.0001 AG. Aluminium als $AlK(SO_4)_2$ in 1 l Lösung		
III.	„	„	+ 0.001	do.	do.
IV.	„	„	+ 0.01	do.	do.

Der Versuch wurde zweimal (15. Aug. und 25. Sept. 22) mit vollkommen gleichem Ergebnis angestellt: Versuchsdauer beim 1. Versuch 8 Wochen, beim 2. noch nicht abgeschlossen.

In I und II machen die Pflanzen einen kränklichen Eindruck (braune Flecken an den Blättern, dürftige Belaubung), in IV trat bald

1) Ich spreche hierfür Herrn Prof. Mez meinen verbindlichen Dank aus.

Tod ein; in III reich belaubte Pflanze. Besonders auffallend ist die Entwicklung des Wurzelsystems: I, II und IV kümmerlich (namentlich IV), gebräunt, keine frischen Triebwurzeln, in III ausgezeichnet: überaus kräftige, weithin streichende, sehr gesund aussehende Wurzeln in großer Anzahl. Beim zweiten Versuch war die Pflanze in II besser entwickelt als beim ersten [1]).

Die mikroskopische Untersuchung der Blätter ergab nun folgendes Bild:

Aluminiumgehalt der Nährlösung	Versuch	Befund
Ohne Al	1. 2.	Al-Körper spärlich, optisch fast leer, hyalin
Mit 0,0001 A-G Al	1. 2.	Zahlreich, sehr kompakt
Mit 0,001 A-G Al	1. 2.	Nicht sehr zahlreich Sehr zahlreich
Mit 0,01 A-G Al	1. 2.	Spärlich, fast 0

Auffallend ist, daß in der besonders kräftig entwickelten Pflanze III des ersten Versuches so wenig Aluminiumkörper zu finden waren (s. u.).

Zum mikrochemischen Nachweis des Aluminiums in Pflanzen eignet sich vorzüglich die Reaktion mit Caesiumalaun: Veraschung eines Blattstückchens von bestimmter Größe (einige Quadratmillimeter), Auflösung der Asche in Schwefelsäure, Zusatz eines Tropfens einer CsCl-Lösung. Bei Anwesenheit von Aluminium in der Blattasche entsteht ein mehr oder weniger kräftiger Niederschlag von Caesiumalaun (oder bei langsamer Kristallisation mehr oder weniger große Kristalle des reg. Systems).

Der Befund war folgender (bei beiden Versuchen übereinstimmend):

I. 0.0 Al. Niederschlag schwach, nur einige größere Kristalle.
II. 0.0001 Al. Ziemlich starker Niederschlag.
III. 0.001 Al. Sehr starker Niederschlag.
IV. 0.01 Al. Ziemlich starker Niederschlag.

Man darf wohl sagen, daß das Ergebnis dieser Kulturversuche in aluminiumfreien bzw. in aluminiumhaltigen Nährlösungen im Sinne

1) Die Pflanzen I, II, III und IV standen sowohl hinsichtlich der Belaubung als auch der Bewurzelung etwa in folgendem Verhältnis zueinander: 2 : 2 : 5 : 1. (Diese Angaben mögen genügen, um ein kostspieliges Klischee, das freilich das Verhältnis der Versuchspflanzen besser veranschaulichen würde, zu vermeiden.)

der Annahme Radlkofers, daß die fraglichen Körper der Hauptsache nach aus Tonerde (mit einer kleinen Beimengung einer organischen Substanz bestehen) spricht.

Nicht ohne weiteres verständlich ist, daß im ersten Versuch die bestentwickelte Pflanze III verhältnismäßig wenig Tonerdekörper enthält, dagegen eine sehr starke Caesiumalaunreaktion gab.

Ich möchte glauben, daß sich die Erklärung für diesen scheinbaren Widerspruch aus folgender Überlegung ergibt:

Wir wissen durch die wichtige Untersuchung von Stocklasa (1922): „daß das Aluminium, in sehr geringer Menge aufgenommen, die Fähigkeit besitzt, die Giftwirkung des Eisens und Mangans herabzusetzen bzw. zu paralysien.

Außer dieser wichtigen ernährungsphysiologischen Funktion scheint das Aluminium aber bei den Symplocosarten noch eine andere Aufgabe zu besitzen. Untersucht man nämlich die Fruchtwand von S. lanceolata[2]), so findet man nur in den äußersten Zellschichten zahlreiche, aber sehr kleine Tonerdekörper; gleichwohl gibt die Asche eines mikroskopischen Schnittes eine überaus starke Reaktion mit Caesiumchlorid.

Offenbar zeigen auch die Zellwände starke Einlagerung von Tonerde, eine Vermutung, die bereits Radlkofer und Wehnert (1906) aussprachen, und auf diese Einlagerung dürfte die außerordentliche Härte der Fruchtwand von S. lanceolata zurückzuführen sein.

Ich denke mir den Tonerdestoffwechsel in den Blättern von Symplocos (soweit es sich um aluminiumhaltige Arten handelt)[3]) wie folgt:

Diese Pflanzen sind imstande, verhältnismäßig viel Tonerde aufzunehmen. (S. japonica gedeiht ausgezeichnet bei einer Dosis von 0,001 A-G. Al. in 1 l Wasser, eine Dosis, welche nach Stocklasa bei anderen xerophilen Pflanzen schon schwerere Schädigungen im Gefolge hat.) Die Tonerde wird in den Zellwänden gespeichert[4]), zum Teil auch —

---

1) Das Aluminium scheint an diese organische Beimengung chemisch ziemlich fest gebunden zu sein; denn Schnitte mit H_2SCl_4 und CsCl direkt (ohne zu veraschen) geben einen nur schwachen Alaunniederschlag.

2) Ich verdanke das Material meinem lieben Freund Dr. P. Dusén, Stockholm.

3) Wahrscheinlich sind alle Symplocosarten mehr oder weniger reich an Al_2O_3.

4) Die Blätter von S. crataegoides enthalten — obwohl Tonerdekörper in den Palisadenzellen fehlen, doch beträchtliche Mengen von Al, wie die sehr starke Caesiumalaunreaktion mit der Blattasche zeigt.

vielleicht wenn sie in einem gewissen Überschuß aufgenommen wurde — in den Palisadenzellen abgelagert, um später bei der Ausbildung der Fruchtwand verbraucht zu werden.

Ob sich dies wirklich so verhält, müssen weitere Untersuchungen an geeignetem lebenden Material lehren.

Wenn die Pflanze III im ersten Versuch trotz vorzüglicher Entwicklung und hohem Tonerdegehalt (laut Caesiumalaunreaktion) keine oder nur wenig Tonerdekörper in den Palisadenzellen abgelagert hat, ist dies wohl so zu verstehen, daß hier — infolge der reichen Blattbildung alle aufgenommene Tonerde in den Wänden untergebracht wurde, und ein Überschuß — zur Aufspeicherung im Innern der Zellen — nicht vorhanden war.

Literatur.

Fellerer, Beitr. z. Anatomie und Systematik der Begoniaceen. Inaug.-Diss. München 1892.

Kratzmann, Der mikrochemische Nachweis und die Verbreitung des Aluminiums im Pflanzenreich. Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien 1913.

Molisch, Mikrochemie der Pflanzen. II. Aufl. 1921.

Radlkofer, Über die Gliederung der Sapindaceen. Sitzungsber. math.-phys. Kl. Akad. Wiss. München, Bd. XX. 1890.

Ders., Über Tonerdekörper in Pflanzenzellen. Ber. D. bot. Ges. 1904, Bd. XXII.

Rumphius, Herbarium amboinense III—V 1743.

Senft, Über die Myelinformen bildende Substanz in Ginkgosamen. Pharmaz. Post 1907.

Stocklasa, Über die Verbreitung des Aluminiums in der Natur etc. Jena 1922.

Wehnert, Anat.-system. Untersuchung der Blätter der Gattung Symplocos. Inaug.-Diss. München 1906.

Beiträge zur Biologie der Erysipheen[1]).

III. Der Parasitismus der Mehltaupilze — eine Art von geduldeter Symbiose.

Von **F. W. Neger**, Dresden.

Mit 1 Abbildung im Text.

Die Beziehungen zwischen den Mehltaupilzen und ihren Wirtpflanzen sind Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen. Es möge hier genügen, einige der in Betracht kommenden Autoren kurz namhaft zu machen: Neger (1902), Salmon (1905, 1906 usw.), Reed (1908), E. Fischer (1916), Mayor (1908), Rivera (1915), Steiner (1908), Blumer (1922) u. a.

Trotzdem ist bisher eine Erscheinung — soweit mir bekannt ist — vollkommen übersehen worden, welche — wie mir scheint — erst den Schlüssel für das Verständnis der Beziehungen zwischen Pilz und Wirtpflanze liefert: nämlich das Schicksal der Haustorien, je nachdem ob ein Pilz an eine bestimmte Wirtpflanze angepaßt (spezialisiert) ist oder nicht.

Über diesen Punkt soll im folgenden in gedrängter Kürze berichtet werden.

Daß die Spezialisierung des Parasitismus der Erysipheen in vielen Fällen keine fest umschriebene ist, würde von fast allen, die mit diesen Pilzen Infektionsversuche angestellt haben, erkannt.

Salmon gab dieser Tatsache Ausdruck, indem er Vollinfektionen von Subinfektionen (bzw. Ökoparasiten von Xenoparasiten) unterschied.

Als Subinfektion bezeichnet Salmon den Fall, daß eine Wirtpflanze, welche eigentlich nicht in den Wirtpflanzenkreis eines Parasiten gehört, gelegentlich einer Infektion durch den betreffenden Pilz erliegt. Subinfektionen erhielt aber Salmon auch dann, wenn eine an sich immune Pflanze durch Verletzung, Chloroformierung u. dgl. in den Zustand geringerer Widerstandsfähigkeit versetzt wurde.

---

1). Vgl. diese Zeitschrift 1902, Bd. 90.

Auch ich erhielt solche Subinfektionen mittels der Petrischalenmethode (abgeschnittene gesunde Blätter in Petrischalen mit Konidien bestreut) in sehr großer Menge. Allerdings kam es dabei in der Regel nicht zur Bildung kräftiger Myzelien mit nachfolgender Konidienfruktifikation, sondern die Subinfektion beschränkte sich in den meisten Fällen auf eine lokale Bräunung oder Rötung der befallenen Epidermiszellen unter gleichzeitiger Ausscheidung rotbrauner, gummiartiger, die in Bildung begriffenen Haustorien umhüllender und unschädlich machender Massen. Man kann geradezu von einer Einkapselung der Haustorien sprechen.

Aus der großen Anzahl meiner Versuche, die ich im Sommer 1922 angestellt habe, will ich nur einige besonders charakteristische Fälle heraus heben:

a) Konidien von E. Cichoriacearum (auf Sonchus asper) wurden in Petrischalen auf abgeschnittene (gesunde) Blätter folgender Arten gesät: 1. Sonchus asper, S. oleraceus, 3. Taraxacum officinale, 4. Hieracium sp., 5. Senecio vulgaris, 6. Trifolium pratense, 7. Plantago major, 8. Epilobium montanum, 9. Epil. angustifolium, 10. Solanum tuberosum, 11. S. nigrum.

Kein Erfolg zeigte sich auf: 7, 8, 9.

Mehr oder weniger deutliche Subinfektion (Bräunung der Epidermiszellen unter ausgekeimten Konidien): 2, 3, 4, 5, 6, 9, 10. Bei 5. entwickelte sich später ein schwaches Myzel mit dürftigen Konidienträgern.

(All dies wird am besten mittels eines guten binokularen Mikroskops bei auffallendem Licht beobachtet).

Volle Infektion mit reicher Konidienfruktifikation nur bei 1.

Mit dem gleichen Pilz erzielte ich später starke Subinfektion (Bräunung der Epidermiszellen) auf folgenden Arten: Tropaeolum majus, Epilobium montanum (vgl. oben), Phaseolus vulgaris, Ranunculus ficaria, Chrysanthemum sp. u. a. (zuweilen äußerst dürftige Konidienbildung).

b) Konidien von E. Cichoriacearum (?) (auf Aster Novi Belgii) wurden auf Blätter folgender Pflanzen gesät: 1. Sonchus asper, 2. S. oleraceus, 3. Hieracium sp., 4. Taraxacum officinale, 5. Phaseolus vulgaris, 6. Plantago major.

Starke Epidermiszellenbräunung auf 1, 2, 3, 4, 5, schwache, Bräunung bei 6, später schwache Konidienbildung bei 1.

Mit dem gleichen Pilz wurden später ± deutliche Subinfektionen erzielt an:

Epilob. montanum, Solanum nigrum, Sol. tuberosum Trifolium pratense u. a.

c) Konidien von E. cichoriacearum — auf Plantago major — bewirkten Subinfektionen auf Senecio vulgaris, Taraxacum, Epilobium montanum (nicht auf Sonchusarten!)

d) Sphaerotheca Humuli auf Epilobium montanum bewirkte Subinfektion auf Fuchsia sp., Circaea lutetiana, Senecio vulgaris, Souchus asper, Taraxacum officinale, Sonchus oleraceus (nicht auf Solanum nigrum).

Der Erfolg dieser Subinfektionen ist nicht immer der gleiche, bald ist sie sehr deutlich, und schon makroskopisch erkennbar, bald kaum zu sehen.

Von bemerkenswerten Subinfektionen möchte ich aus der großen Anzahl meiner Versuche noch nennen:

Erysiphe Polygoni von Ran. repens: auf Asternovi Belgii.

Oidium von Evonymus japonicus: auf Berberis Jamesoni.

Aus diesen Beispielen, die noch beliebig vermehrt werden könnten, geht folgendes hervor:

Wenn wir keimfähige Konidien irgendeines Mehltaupilzes auf Blätter verschiedener Wirtpflanzen bringen, so ist dreierlei möglich:

a) Die Konidien keimen zwar, ihre Keimschläuche dringen aber in das Substrat nicht ein; naturgemäß sterben sie bald ab.

b) Die Konidien keimen, die Keimschläuche dringen in das Substrat ein und versuchen Haustorien zu bilden, die aber von den befallenen Epidermiszellen unschädlich gemacht werden, indem gummiartige Massen ausgeschieden werden, die den Innenraum der Zelle vollkommen ausfüllen und die Haustorien einkapseln (Fig. 1).

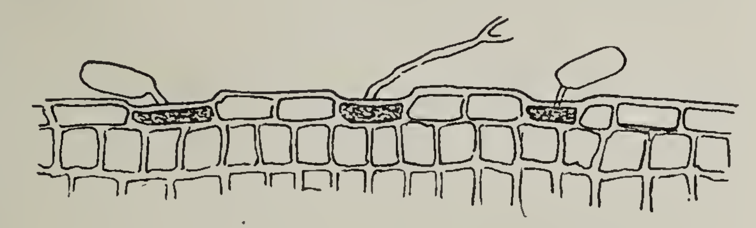


Fig. 1. Subinfektion von Hieracium sp. mit Konidien von Erysiphe Cichoriacearum (von Sonchus asper). Eine volle Infektion kommt nicht zustande. Denn die eindringenden Keimschläuche sind nicht fähig normale Haustorien zu bilden. Die befallenen Epidermiszellen füllen sich mit rotbraunen — die Haustorien einkapselnden — Massen (Gummi?). Gleichzeitig kollabieron die befallenen Epidermiszellen.

Die Epidermiszellen selbst verlieren dabei ihren Turgor, und die betreffende Stelle der Epidermis erscheint grubenartig vertieft.

Nach einiger Zeit hat ein solches Blatt das Aussehen einer blatternarbigen Haut. Unter Umständen sind diese Verhältnisse sogar makroskopisch zu erkennen und bei sehr intensiver Einwirkung hat man den

Eindruck, wie wenn die betreffenden Stellen des Blattes mit winzigen Tröpfchen eines ätzenden Giftes bespritzt worden wären.

Diese „Ätzwirkung" von Erysipheen-Konidien fand ich nicht nur an in Petrischalen bestäubten, abgelösten Blättern, sondern auch dann, wenn die Blätter noch an der Pflanze saßen, z. B. in überaus deutlicher Weise mit Konidien von Sonchus asper: auf S. oleraceus, auf Solanum nigrum u. a.

Jedenfalls bleibt in diesem Kampf die Nährpflanze in der Regel Sieger. Der Pilz vermag sich nicht weiter zu entwickeln, weil seine Haustorien eingekapselt sind.

Nur zuweilen scheint es dem Pilz zu gelingen ein mehr weniger kräftiges Myzel, und in der Folge auch Konidienträger zu bilden — offenbar wenn einzelne Haustorien der Einkapselung entgehen. Dies sind dann Subinfektionen im Sinne von Salmon.

c) Die dritte Möglichkeit ist, daß die Infektion ohne weiteres gelingt, sofort ein kräftiges Myzel gebildet wird und schon nach wenigen Tagen die ersten Konidienträger erscheinen. In diesen Fällen ist von Einkapselungen keine Spur zu beobachten. Die Haustorien werden in großer Menge und normaler Ausbildung erzeugt.

Die Wirtpflanze läßt sich also den Befall durch den Pilz ruhig gefallen, setzt ihn keinerlei Widerstand entgegen und zieht sogar einen kleinen Gewinn daraus. Denn es ist eine schon von de Bary hervorgehobene Tatsache, daß Blätter, die vom Mehltau befallen sind, bei der herbstlichen Vergilbung ihr Chlorophyll länger behalten als nicht befallene.

Insofern kann man sagen, daß sich die Beziehung zwischen Pilz und Wirtpflanze dem Zustand einer „geduldeten Symbiose" nähert.

Ich habe eingangs bemerkt, daß der Einblick in diese merkwürdigen Verhältnisse den Schlüssel zum Verständnis einige Besonderheiten im Parasitismus der Mehltaupilze gibt.

a) Das gelegentliche Übergreifen engspezialisierter Formen auf Wirtpflanzen, die als fremd gelten können, erklärt sich auf Grund der oben dargestellten Verhältnisse ungezwungen.

Die Potenz dazu wohnt offenbar vielen Arten inne. Das Zustandekommen bzw. Ausbleiben einer Vollinfektion hängt davon ab, ob die Haustorien sich normal entwickeln können oder eingekapselt werden.

Die von Salmon beobachtete Steigerung der Empfänglichkeit für nicht angepaßte Pilze infolge von Narkose (mit Äther oder Chloroform) hat offenbar ihren Grund in der hintangehaltenen Einkapselung der Haustorien.

b) Den meisten, die sich mit Mehltau beschäftigt haben, ist es aufgefallen, daß diese Pilze gegen Ende der Vegetationsperiode immer häufiger werden und massiger auftreten.

Es ist a priori kaum anzunehmen, daß die vielen im Herbst auf allen möglichen Wirtpflanzen auftretenden Mehltauinfektionen durch engspezialisierte biologische Rassen verursacht werden.

Viel wahrscheinlicher ist, daß viele derselben dadurch zustande kommen, daß gegen Ende der Vegetationsperiode die Wehrfähigkeit der Wirtpflanzen abnimmt und somit Einkapselung und Unschädlichmachung der Haustorien unterbleibt.

Für einige Fälle konnte ich dies mit aller wünschenswerten Sicherheit nachweisen.

E. Cichoriacearum auf Sonchus asper gab im Sommer 1922 bei unzähligen Infektionsversuchen auf S. oleraceus stets nur Subinfektionen mit intensiver Epidermiszellenbräunung (niemals Konidienbildung)[1].

Im Oktober des gleichen Jahres änderte sich das Bild. Die Bräunung blieb zwar nicht ganz aus, daneben aber kam es zu deutlichen Vollinfektionen mit nachfolgender kräftiger Konidienbildung.

Die so entstandenen Konidien (auf S. oleraceus) erzeugten dann sowohl auf S. asper wie auf S. oleraceus gute Vollinfektionen.

Die gleichen Erfahrungen machte ich mit der Sphaerotheca von Epilobium montanum, auf Taraxacum officinale. Im Sommer nur Subinfektionen, im Oktober Vollinfektion mit reicher Konidien- und Perithecienbildung.

Dieses Überhandnehmen der Mehltauinfektionen im Herbst hatte mich schon vor 20 Jahren beschäftigt und ich hatte damals zu der Hilfshypothese gegriffen, daß vielleicht die Infektionskraft der Ascosporen größer sei als die der Konidieu.

Diese Hypothese — deren Unhaltbarkeit übrigens Salmon nachgewiesen hat — ist damit überflüssig geworden

Wir wissen nun, daß die Potenz zur Infektion bei vielen Mehltaupilzen viel größer ist als man — auf Grund erfolgreicher Infektionsversuche — annehmen zu können glaubte, und daß das Ausbleiben richtiger Infektionen einer erfolgeichen Abwehr vonseiten gewisser Wirtpflanzen zuzuschreiben ist.

Dresden, Oktober 1922.

---

1) Nach Blumer (Z. Bakt. Par.) geht der Pilz in der Schweiz stets leicht von S. asper auf S. oleraceus über.

Oenothera Lamarckiana mut. perennis.

Von Hugo de Vries.

Als Oenothera Lamarckiana mut. perennis bezeichne ich eine Pflanze, welche im Jahre 1918 in meinen Kulturen auftrat, und welche ich seitdem auf vegetativem Wege vermehrt und beibehalten habe. Sie ist mit dem eigenen Blütenstaub steril, gibt aber mit fremdem Pollen ausreichende, wenn auch meist geringe Ernten. Sie ist in außerordentlich hohem Grade mutabel und hat bis jetzt schon mehrere hundert verschiedene Typen von Mutanten hervorgebracht.

Diese Pflanze ist eine Semigigas, wie bereits im ersten Jahre an den Blütenknospen, dem Pollen, der Fruchtbildung, sowie an anderen Merkmalen deutlich war. In ihren Zellkernen fand Boedijn (1920) 21 Chromosomen. Seit dem Anfange meiner Untersuchungen ist bekannt, daß unter den Nachkommen von Gigas und Semigigas die Mutabilität weit stärker auffällt als unter denen von O. Lamarckiana selbst. Fast jede Aussaat von O. gigas bringt eine Reihe abweichender Formen hervor und diese haben mehrfach für die Gegner meiner Auffassung eine unüberwundene Schwierigkeit gebildet. O. gigas nanella bildet immer noch das schönste Beispiel einer Mutation, welche in ihren Kreuzungen dem Mendelschen Gesetze folgt (1915 b). Semigigas-Pflanzen entstehen in den Kulturen fast alljährlich, aber sie sind meist in hohem Grade steril und geben sowohl nach Selbstbefruchtung wie nach Kreuzungen oft geringe Ernten. Aus diesen wachsen dann meist „äußerst formenreiche Gruppen" hervor, welche teils bekannte Mutanten wiederholen, teils ganz neue Typen umfassen (G. A. 333). Gigas und Semigigas schienen daher vom Anfang an für das Studium der Mutabilität besser geeignet als ihre Mutterform, und wohl nur in Folge von technischen Schwierigkeiten hat ein solches Studium bis jetzt noch wenig ans Licht gefördert. Ein sehr geringer Grad von Fertilität, eine starke Neigung zweijährig zu werden und eine große Empfindlichkeit für den langen feuchten Winter unseres Klima waren dabei wohl die am meisten gefürchteten Eigenschaften.

Die hier zu beschreibende Perennis bietet in diesen Beziehungen große Vorteile, gerade dadurch, daß dieselbe Pflanze durch eine Reihe aufeinander folgender Jahre studiert werden konnte. O. gigas bildet am Grunde seiner blühenden Stengel, namentlich an zweijährigen Individuen, nicht selten Seitenrosetten, welche sich bewurzeln und dann abgetrennt werden können. Dieselbe Erscheinung bietet bekanntlich auch O. biennis und hier habe ich sie früher benutzt, um aus O. biennis mut. nanella und mut. semigigas vegetative „Linien" für wiederholte Kreuzungsversuche darzustellen (1915 a 186 und 188). Aber Perennis übertrifft alle solche Fälle durch die größere Leichtigkeit und Sicherheit dieser Vermehrungsweise.

Ich hatte in 1919 zwei, in 1920 acht, in 1921 vier und in 1922 wiederum zwei Pflanzen, welche am Hauptstengel und auf zahlreichen Zweigen reichlich blühten, und auch von den letzteren konnte ich für 1923 wiederum Rosetten abtrennen.

Über die Entstehung von Perennis ist folgendes mitzuteilen: m Sommer 1917 befruchtete ich O. blandina mit dem Pollen von). simplex, und erzog aus den Samen in 1918 ein Beet von 60 'flanzen, von denen zwei Semigigas waren. Nur eine von diesen ildete Seitenrosetten und aus diesen habe ich sie seitdem vegetativ ermehrt. Sie ist offenbar eine Mutation in Semigigas; ob sie auch n bezug auf die Rosettenbildung mutiert ist, läßt sich wohl nicht entcheiden. Jedenfalls habe ich, trotz sehr zahlreicher Versuche, einen o hohen Grad von vegetativer Vermehrung noch bei keinem anderen emigigas auffinden oder erreichen können. Daher scheint es mir estattet diese O. (blandina × simplex) semigigas mit dem kürzeren Jamen mut. perennis anzudeuten.

Eine Beschreibung meiner Pflanze hat Boedijn (1920 a 73) geeben. Sie ist, abgesehen von den bereits erwähnten Semigigas-Ierkmalen, intermediär zwischen ihren beiden Eltern und bildet dadurch inen eigenen Typus.

Dieses fällt auch in den überwinternden Rosetten auf, deren lätter schlank und weißfilzig sind, wie bei Blandina, aber breiter s bei dieser.

Da O. perennis mit dem eigenem Pollen, trotz wiederholter ersuche, bis jetzt keine Ernte gab, habe ich sie 1919 und 1920 mit . blandina, 1919 mit O. deserens und 1920 mit O. decipiens efruchtet. Diese drei Mutanten sind isogam und haben homogenen, hr guten Blütenstaub.

Trotzdem die Kreuzungen anscheinend gute Ernten gaben, und der Gehalt an keimhaltigen Körnern ein ausreichender war, waren doch nur sehr wenige Samen keimfähig, wie die folgende Übersicht angibt.

Keimfähigkeit der Samen:

Kreuzung	Ernte		%	%	Pflanzen
	Jahr	CC.	keimhaltig	keimend	
O. perennis × blandina	1919	1	38	6	23
" "	1920	12	17	4	225
" × deserens	1919	1	16	1	18
" × decipiens	1920	2,3	10	2	50

Die Früchte waren zum Teil nur unvollständig ausgebildet, die Samen aber groß und die leeren nicht kleiner als die vollen. Die 316 erhaltenen Pflanzen haben fast alle geblüht und Früchte angesetzt, nur wenige blieben den ganzen Sommer über Rosetten von Wurzelblättern.

Diese 316 Pflanzen waren nun sämtlich Mutanten, und zwar teils solche, welche bekannte Typen wie O. lata, O. scintillans, O. oblonga usw. zu wiederholen schienen. Großenteils aber stellten sie neue Kombinationen von Merkmalen dar, und bestätigten dadurch die früher erhaltenen Resultate, aber in weit größerem Umfange (G. A. 333). Einige Typen fand ich in je 2—3 Exemplaren, weitaus die meisten aber nur in je einem.

Auffallend war ferner, daß die elterlichen Typen in keinem Individuum rein zutage traten. Weder reine O. blandina, noch O. simplex semigigas, welche als die Eltern von O. perennis betrachtet werden dürfen, wurden gefunden, ebensowenig reine Simplex, Deserens oder Decipiens. Es war ein buntes Gemisch, dessen extreme Formen sich nur an die Vorfahren annäherten. Merkwürdig war ferner, daß es keine Zwerge gab und in den Kreuzungen mit Blandina und Decipiens keine spröden Pflanzen. Ebenso gab es keine zweifellos neuen Charaktere, weder solche, welche man erwarten könnte, wie O. brevistylis, cruciata, sulfurea usw., noch auch unerwartete. Aus der Kultur von O. perennis × blandina in 1920 habe ich von jedem Individuum ein typisches Wurzelblatt getrocknet und ausgemessen: sie bildeten eine lange Reihe, welche ohne Lücken von linealischen zu breiten Gigas-ähnlichen Blättern hinüber führte.

Es war klar, daß die Faktorenkomplexe, welche in den gewöhnlichen Mutanten so starr zusammenhalten, hier, sozusagen, zertrümmert waren. Aber offenbar waren sie noch nicht in die einzelnen mutierten

Faktoren aufgelöst, sondern nur in kleinere Gruppen, und dieser Umstand hat das Studium bis jetzt in hohem Grade erschwert.

Auf Grund einer Vergleichung mit bekannten Mutationsformen ließ sich die Kultur von 1920 aus O. perennis × blandina in Gruppen anordnen, welche eine Übersicht über den Formenreichtum geben können. Ich untersuchte sie zu diesem Zweck im August bei voller Blüte und beobachtete die folgenden Kreise:

Merkmalkreise von O. perennis × blandina.

Vorbilder	Anzahl der Exemplare	Vorbilder	Anzahl der Exemplare
laeta	25	oblonga . . .	26
velutina . . .	31	cana	26
semigigas . .	5	pallescens . .	11
lata	33	linearis . . .	9
scintillans . .	33	sublinearis . .	26

Zu dieser Tabelle ist folgendes zu bemerken. Die Linearis-Gruppe hat Blätter von 5—10 mm Breite, bei einer Länge von etwa 150—200 mm. Einige von diesen Pflanzen trieben keine Stengel. Auch in der letzten Gruppe, deren Blätter bei gleicher Länge 10—40 mm Breite hatten, entwickelten sich einige Exemplare nicht weiter. Die Mitglieder der Cana-Gruppe waren meist filzig behaart, schlank wie Cana oder steif wie Candicans. In der fünften Gruppe habe ich ein buntes Gemisch mit schmalen glatten, mehr oder weniger dunkelgrünen Blättern vereinigt. Die Oblonga-Gruppe umfaßte auch Typen wie Auricula und Aurita. Die Pallescens waren am meisten einheitlich, dennoch unter sich deutlich verschieden. Die Lata wurden an dem schlaffen Baue und den runden Blattgipfeln erkannt; sie umfaßten breitblättrige und schmalblättrige Exemplare nebst zahlreichen Übergängen.

Unter Laeta und Velutina führe ich Formen an, welche sich in die übrigen Gruppen nicht unterbringen ließen, die ersteren mit breiter, die letzteren mit schmaler Belaubung. Rosetten zum Teil auffallend langblättrig; Blätter 20—30 cm lang. Die rötlichen Typen gleichen der O. erythrina, solche mit dichten Trauben der unten zu erwähnenden O. incrassata, andere wiederum der Elegans. Ein halbes Dutzend hatte lineallanzettliche Blätter mit gekräuseltem Rande. Es würde sich nicht lohnen alle Typen hier einzeln zu beschreiben, zumal weil die übliche Terminologie dazu bei weitem nicht ausreichen würde.

Einen ähnlichen Reichtum an Formen boten die aus den Kreuzungen mit Deserens und Decipiens, sowie aus der ersten Verbindung (1919) mit Blandina erzielten Pflanzen.

In allen diesen Bastarden dominierten die mutierten Eigenschaften über die Merkmale von O. blandina, deserens und decipiens, da sie in der ersten Generation sichtbar wurden. Diese drei Pollenträger sind bekanntlich selbst nur in sehr geringem Grade veränderlich, während O. simplex sehr zum Mutieren geneigt ist. Man darf daher annehmen, daß die Mutationen bei der Ausbildung der weiblichen Sexualzellen von O. perennis auftraten und gerade infolge ihrer Dominanz so leicht sichtbar wurden.

Bei der 1920 gemachten Gruppierung fiel es auf, daß einzelne Mutanten den gewählten Vorbildern ziemlich genau entsprachen, während andere davon mehr oder weniger abwichen. Ich habe aus diesem Grunde im nächsten Jahr die Kreuzungen in weiterem Umfange wiederholt, dann aber die daraus hervorgehenden Keimlinge in 1922 unter weniger günstigen Bedingungen ausgepflanzt. Dadurch wurde erreicht, daß nur etwa ein Fünftel aller Individuen zur Blüte gelangten, und zwar die kräftigsten. Nur diese habe ich dann mit ihren Vorbildern verglichen und in die folgende Tabelle aufgenommen.

Bekanntlich müssen bei der Synapsis der Semigigas-Pflanzen die verdoppelten Chromosomen des einen Kernes mit den nicht verdoppelten des anderen Kernes nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeit ausgewechselt werden. Es entstehen dadurch als äußerste Gruppen, Keime ohne, bzw. mit 7 verdoppelten Chromosomen und dazwischen solche mit 1, 2, 3, bis 6 solcher Doppelgebilde. M. a. W. es müssen Nachkommen mit den verschiedensten Zahlen von Einzelchromosomen gebildet werden. Es liegt nun auf der Hand anzunehmen, daß die 14- und 15-chromosomigen Mutanten, sowie etwaige Semigigas und Gigas-Exemplare die kräftigsten sein werden, während die übrigen Kombinationen schwächere, zum Teil sehr schwache Individuen bzw. sogar mißlingende Keime geben werden. Die oben gewählte Beschränkung der Kultur liefert somit die Aussicht, einen großen Teil dieser komplizierten Fälle vorläufig auszuschließen. Die Aussicht zu klareren Gruppen zu gelangen, kann dadurch nur zunehmen.

Aus den verschiedenen Befruchtungen von 1921 erzog ich 1922 etwa 700 Pflanzen, welche in Juni, kurz vor der Periode der Stengelbildung, vorläufig beurteilt wurden. Es war wiederum ein äußerst buntes Gemisch von Formen. Mehr oder weniger deutliche Wiederholungen bekannter Typen traten dabei in den Vordergrund; dazwischen fast

zahllose Übergänge. Ein Teil bildete im Juli Stengel, die meisten blieben Rosetten. Von diesen starben die schwächsten allmählich ab, die übrigen habe ich dann in Töpfe versetzt um sie zu überwintern.

Mein Hauptzweck war, zu erfahren, ob unter so zahlreichen verschiedenen Typen von Mutanten auffallende Neuheiten auftreten würden, ob vielleicht ganz neue Faktoren in den Prozeß hereingezogen werden würden. Solches war offenbar nicht der Fall, auch nicht in Nebenversuchen mit weit über Tausend Nachkommen von anderen Semigigas-Pflanzen, welche ich namentlich aus O. deserens × elongata und O. secunda × deserens gewonnen hatte. Die Mutabilität machte den Eindruck, in ihren Hauptzügen erschöpft zu sein, und dieses bestätigte sich während der Blüteperiode.

Um in der angegebenen Richtung die Aussicht auf Erfolg möglichst groß zu machen, habe ich 1921 Blütenstaub von verschiedenen Arten und Rassen auf die Narben von O. perennis gebracht. Ich benutzte den Pollen von O. Hookeri, O. biennis, O. Lamarckiana, O. Lam. gigas und ferner jenen von drei Mutanten, welche nur Velutina-Pollen führen: O. oblonga, O. albida und O. candicans. Endlich habe ich auch die Samen einiger von Insekten befruchteten Trauben ausgesät.

Die Beurteilung und Sortierung in Gruppen bezieht sich selbstverständlich nur auf die äußere Erscheinung und trägt den erblichen Eigenschaften der als Vorbilder gewählten Typen keine Rechnung.

Blühende Mutanten von O. perennis in 1922.

Vorbilder	× obl.	× cand.	× alb.	× Hk.	× bien.	× Lam.	× gig.	frei	Summe
Laeta	—	1	—	2	—	1	—	1	5
Rubrinervis . . .	—	4	—	—	—	—	—	—	4
Lata	1	1	—	1	1	—	—	3	7
Nebenformen . .	—	—	—	2	2	—	—	—	4
Scintillans . . .	2	2	1	2	3	2	6	3	21
Nebenformen . .	—	2	1	3	4	1	12	5	28
Oblonga	—	2	2	3	—	2	6	5	20
Nebenformen . .	—	—	—	1	—	4	—	2	7
Cana	—	—	—	—	1	1	4	2	8
Nebenformen . .	1	—	2	1	—	1	—	2	7
Pallescens . . .	—	—	—	—	—	1	5	1	7
Nebenformen . .	—	3	—	—	—	—	1	—	4
Liquida	—	4	—	—	—	—	—	2	6
Spathulata . . .	—	—	—	—	—	1	1	—	2
Nebenformen . .	—	—	—	—	—	—	3	1	4

Unter den Bastarden von O. Hookeri, Biennis und Gigas war jedesmal der Einfluß des Vaters sehr auffallend, namentlich in der zuletzt genannten Gruppe, die Merkmale der Typen wurden dadurch aber

nicht verwischt. Die fünf Laeta stimmten mit O. Hookeri-laeta und O. blandina-laeta sehr genau überein.

Die zweite Zeile deutet auf Mutationen der Eizellen in Deserens hin. Die Nebenformen von O. lata waren teils langblättrig wie O. latifolia, teils kurzblättrig und gedrungen. Die Nebenformen von Scintillans sind äußerst mannigfaltig gestaltet, unter ihnen traten eine behaarte kurzblättrige Form, O. mut. venusta und eine lang- und schmalblättrige dunkelgrün-glänzende, O. mut. militaris, hervor, welche beide auch aus meiner Rasse von O. Lamarckiana mut. scintillans erhalten worden sind.

Die Typen von Oblonga, Cana, Pallescens und Spathulata waren ausreichend deutlich, ihre Nebenformen aber sehr wechselnd. Derjenige von Liquida war dagegen ziemlich unsicher. Außerdem blühten vier Pflanzen, welche es nicht in eine der genannten Gruppen unterzubringen gelang.

Selbstverständlich ist unsere Liste unvollständig. Formen wie Linearis und Albida haben nicht geblüht. Auch fand ich diesmal keine Semigigas. Die Tabelle soll nur ein Bild des außerordentlich großen Formenreichtumes in diesen Aussaaten geben. Die eingehende Analyse wird voraussichtlich eine Reihe von Jahren in Anspruch nehmen. Hauptsache ist, daß es sich fast immer um dieselben Faktoren handelt, wie diejenigen der älteren Mutanten, und um deren fast unerschöpfliche Kombinationen.

Um zu erfahren, ob auch Mutanten mit rezessiven Merkmalen aus diesen Versuchen erhalten werden konnten, habe ich 1921 eine zweite Generation aus den Exemplaren von 1920 abgeleitet. Neue rezessive Eigenschaften traten dabei nicht auf. Diese Pflanzen habe ich, soweit sie eine Aussicht auf brauchbare Rassen boten, mit Namen belegt. Etwa die Hälfte hatte guten Pollen und wurde damit befruchtet. Die übrigen bestäubte ich mit O. Lamarckiana. Von jeder machte ich eine Kultur von etwa 60 Individuen. Fast überall beobachtete ich eine Spaltung, und zwar in zwei Haupttypen, deren einer der Mutter glich, während der andere, je nach dem Großvater, Blandina oder Deserens war. Bei den mit Lamarckiana befruchteten Exemplaren kamen dazu dann noch die entsprechenden Bastarde, wie Laeta, Lucida (laeta×deserens), Rubrinervis (deserens×velutina) usw. nebst einigen wohl auf den Lamarckiana-Staub zurückzuführenden Mutanten. Die Haupttypen waren für die oben unterschiedenen Gruppen die folgenden: In den beiden ersten Gruppen incrassata, rotunda und acuta, elata, elegans, hirsuta, pilosa. Zu lata bringe

ich latifolia und sublata, zu scintillans die beiden nitida, zu oblonga: otarion und zu linearis die graminea.

Nachkommen von O. perennis×blandina.

	Exemplare		
	blandina	Typus der Mutter	Andere
A. Selbstbefruchtet:			
elata	46	12	—
elegans	46	12	—
graminea	46	—	—
hirsuta	52	6	—
nitida Nr. 1	48	6	4
„ „ 2	51	5	2
otarion „ 1	54	3	1
pilosa „ 1	50	9	—
„ „ 2	50	7	—
sublata	38	15	4
B. Nach Kreuzung mit O. Lam.:			
acuta Nr. 1	13	3	26
incrassata „ 1	14	16	22
„ „ 2	17	24	11
latifolia „ 1	20	4	12 + 17
„ „ 2	17	—	15
rotunda	19	7	16

Fast überall fand eine Spaltung in den väterlichen und den mütterlichen Typus statt, wobei die Blandina, wie üblich, bedeutend überwog. Die Mutanten verhielten sich somit wie die Heterogamen nach ähnlicher Befruchtung.

Elata und Elegans zeichneten sich durch lange, lockere Rispen aus, Graminea hatte kleine linealische Blätter und kleine Blüten und Früchte, Hirsuta war schlank und behaart und hatte kurze dicke Früchte, die beiden Nitida waren einander gleich, sahen aus wie Scintillans und brachten vier bzw. zwei Mutanten vom Typus Oblonga hervor, Otarion war ähnlich gebaut wie Aurita, aber kräftiger und mit dichterer Traube und erzeugte eine Linearis, die beiden Pilosa glichen von allen Mutanten am meisten der Blandina, aber hatten dünne zylindrische Früchte, die Sublata war einer Lata ähnlich, aber mit schmäleren Blättern und ziemlich gutem Blütenstaub.

Aus der zweiten Abteilung hatte Acuta einen steifen Stengel mit langen Internodien und kleine Zipfelchen am Gipfel der Blütenkelche; die beiden Incrassata waren einander gleich und hatten gedrängte Trauben wie O. gigas, aber nicht deren Tracht. Die eine Latifolia war breitblättrig wie O. lata, die andere sehr schmalblättrig; Rotunda hatte kurze abgestutzte Blätter. Die Pflanzen der

letzten Spalte waren für die erste Latifolia 12 Oblonga-ähnliche Mutanten, sonst aber Laeta, Lucida und Rubrinervis unter dem Einflusse des Pollens von Lamarckiana.

Nachkommen von O. perennis × deserens.

	Exemplare		
	Deserens	Typus der Mutter	Andere
A. Selbstbefruchtet:			
nitella Nr. 1	58	—	—
„ „ 2	53	3	—
otarion „ 2	31	12	—
subdeserens „ 1	57	—	—
„ „ 2	58	—	—
	Deserens und rubrinervis	Typus der Mutter	lucida
B. Nach Kreuzung mit O. Lam.:			
brevituba	11	5	6
cordata	26	3	19
denudata	38	2	12
nitella Nr. 3	5	—	1
pilosella	27	11	19
subdeserens Nr. 3	27	—	1

Von den in dieser Tabelle namhaft gemachten Formen sahen die drei Nitella aus wie Scintillans, die Otarion Nr. 2 wie Otarion Nr. 1 und die drei Subdeserens wie schlanke Deserens. Ob auch hier eine Spaltung eintrat blieb ungewiß, da die Extreme durch zahlreiche Übergänge verbunden waren. Brevituba und Denudata waren der Lamarckiana sehr ähnlich, die erstere unterschied sich durch eine kürzere Kelchröhre, die letztere durch kleinere Früchte. Cordata hatte kurze breite Blätter und Pilosella hielt die Mitte zwischen Blandina und Aurita. Die abgespaltenen Typen Rubrinervis (deserens × velutina) und Lucida (deserens × laeta) deuten auf die vom Lamarckiana-Staub befruchteten Deserens-Eizellen.

Auch hier hatte somit bei der Ausbildung der Eizellen der Pflanzen von 1920 eine Spaltung in die beiden elterlichen Typen stattgefunden.

Hauptsache ist aber, daß in der zweiten Generation sehr wenige Mutationen und nur solche von bekannten Typen auftraten. Rezessive Eigenschaften traten nicht zutage und somit gab es keine Aussicht, daraus neue Rassen zu gewinnen.

Kreuzungen habe ich bis jetzt nur mit einer Mutante gemacht. Ich wählte dazu die O. sublata, welche ich in der Tabelle auf (S. 343) erwähnt habe. Die Pflanze hatte blaßgrüne Blätter, Trauben, Blüten

und Früchte, fast wie eine gewöhnliche O. lata und bot auch in ihren Narben Bildungsabweichungen wie diese dar. Sie hatte aber einen ziemlich guten Blütenstaub und gab nach Selbstbefruchtung Samen, welche nur 39% leere Körner enthielten. Sie gab vier Mutanten vom Typus Linearis. Ich machte mit ihr in 1920 die folgenden Kreuzungen.

Kreuzungen von O. perennis mut. sublata.

Kreuzung	Exemplare	Typen	Typus
O. sublata × selbst	57	3	15 sublata, 38 blandina, 4 linearis.
O. „ × blandina	92	3	20 „ 69 „ 3 „
O. „ × bi. Chicago	26	2	14 „ 12 Chicago-velutina.
O. blandina × sublata	90	1	blandina.
O. bi. Chicago × sublata	60	1	laxa.
O. Cockerelli × sublata	60	1	Cockerelli-velutina.
O. Hookeri × sublata	60	1	Hookeri-velutina.

Aus dieser Tabelle ersieht man, daß O. sublata wie O. lata × blandina, zwei Sorten von befruchtungsfähigen Eizellen hat, aber nur eine Art von aktiven Pollenkörnern.

Diese Erfahrung kann man in folgender gamolytischen Formel zum Ausdruck bringen:

O. sublata = (sublata + blandina) × blandina.

Wie die Übereinstimmung ihrer Gestalt mit O. lata erwarten ließ, ist die O. sublata somit heterogam.

Zusammenfassung.

Aus einer Kreuzung von Oen. blandina × O. simplex ist im Jahre 1918 eine Semigigas-Pflanze hervorgegangen, welche sich bis jetzt alljährlich durch Seitenrosetten hat beibehalten lassen (O. perennis). Ihr Pollen ist steril oder nahezu steril; ihre Samenknospen erzeugen aber, nach Befruchtung durch andere Mutanten bzw. durch verwandte Arten ausreichende, wenn auch kleine Ernten.

Die daraus erwachsenen Pflanzen, in 1919—1920 über 300, und in 1922 etwa 700 an der Zahl, waren sämtlich Mutanten, teils von bekannten Typen, großenteils aber mit neuen Merkmalkombinationen. Sie deuten auf eine Zerspaltung der Faktorengruppen, welche die älteren Mutationen bedingen, hin.

Literatur.

Gruppenweise Artbildung. Berlin 1913.
1920. K. Boedijn, Die Chromosomen von Oenothera Lamarckiana mut. simplex. Zeitschr. f. ind. Abst. 1920, XXIV, 71.
1919. de Vries, Oen. Lam. mut. simplex. Ber. d. D. bot. Ges. 1919, XXXVII, 65.
1915a. „ „ The coëfficient of mutation in Oenothera biennis L. Bot. Gazette 1915, LIX, 169.
1915b. „ „ Oenothera gigas nanella, a mendelian mutant. Bot. Gazette 1915, LX, 337.

Öffnung und Samenentleerung an nickenden Kapselfrüchten.

Ein Beitrag zur Verbreitungsbiologie.

Von **Karl Troll**, München.

Mit Tafel VI.

Vor einem Jahre hatte ich Gelegenheit an dieser Stelle über vergleichend experimentelle Studien über die Entfaltungsbewegungen der Blütenstiele ausführlicher zu berichten[1]). Besonderes Gewicht wurde dabei auf die postfloralen Bewegungen gelegt und für diese gezeigt, daß es sich hauptsächlich um zwei Erscheinungen handelt, die eine ausgedehnte Verbreitung im Pflanzenreich besitzen, nämlich 1. eine nach der Blütezeit (eventuell nach der Befruchtung) eintretende, fast durchwegs positiv geotropische Nutation der Blütenstiele und 2. eine kurz vor der Fruchtreife erfolgende Wiederaufrichtung. Die letztere Bewegung findet sich fast ausnahmslos bei Kapselfrüchten und steht in auffälligem Zusammenhang mit äußerst lebhaften akuten Wachstumsvorgängen in den Stielen und weiterhin häufig mit der Erscheinung der Samenausschleuderung, was biologisch von größter Bedeutung ist, was aber auch die kausalen Zusammenhänge in ein helles Licht zu setzen vermag. Im Gegensatz dazu ist die nach der Befruchtung erfolgende Nutation in allen Fruchtgattungen verbreitet, was sich damit erklären dürfte, daß zu dieser Zeit noch alle Früchte gleiche Lebenstätigkeit besitzen. Immerhin ließen sich auch die Erscheinungen dieser Art in ganz bestimmte biologische Gruppen einordnen. Postflorale Nutationen der Blütenstiele können nämlich erfolgen: 1. bei beeren- oder steinfrüchtigen Pflanzen, die aber ebensogut auch eine andere Lage einnehmen können; 2. bei Wasserpflanzen, die dadurch sehr häufig ihre gegen Austrocknung schutzlosen und der Wasserverbreitung angepaßten Früchte unter Wasser bringen; 3. bei den Myrmekochoren, bei denen schon Sernander die Häufig-

---

1) Troll, Karl, Die Entfaltungsbewegungen der Blütenstiele und ihre biologische Bedeutung, Flora, N. F. 115, 1922, S. 293 ff.

keit der Erscheinung aufgefallen ist; 4. bei Früchten (meistens Kapseln und zwar vor allem Schleuderfrüchten), die zur Reifezeit vor der Samenaussaat wieder die entgegengesetzte Bewegung vollführen; 5. bei solchen Kapselfrüchten, die mit der inversen Lage auch eine umgekehrte Öffnungsweise verbinden. Über diesen letzteren Fall, der von der genannten Arbeit losgelöst werden mußte, sollen die folgenden Zeilen, die zugleich einen vorläufigen Abschluß meiner fruchtbiologischen Beobachtungen bilden, berichten. Es handelt sich um vier Familien und die Solanaceengattung Nicandra.

Ericaceen.

Unter den Ericaceen sind mir postflorale Bewegungen an Blütenstielen nur von kapselfrüchtigen Formen bekannt, mit Ausnahme des noch nicht näher untersuchten Vaccinium oxycoccus, bei dem sich die zur Blütezeit aufgerichteten äußersten Sproßspitzen postfloral wieder niederlegen und auch die Blütenstiele ihre apikale Krümmung ausgleichen.

Bei den kapselfrüchtigen ist es die Regel, daß die Fruchtstiele postfloral aufrecht bleiben bzw. sich erst aufrichten. Streng vertikale Lage nehmen dabei z. B. ein: Rhododendron hirsutum und ferrugineum, Rhodothamnus chamaecistus, Loiseleuria procumbens, Andromeda nitida und axillaris[1]), Phyllodoce coerulea, Calmia glauca, Cassiope hypnoides und tetragona, Daboecia polifolia, die beiden letztgenannten Gattungen mit nickenden Blüten. Für Rhododendron hirsutum wurde negativer Geotropismus durch Horizontalstellung von Zweigen festgestellt, für die anderen ist dasselbe anzunehmen. Die Dehiszenz der Kapsel erfolgt bei all diesen Arten an der Oberseite, und zwar, mit Ausnahme von Cassiope und Andromeda septicid (bzw. septifrag), derart, daß die Septen flächenhaft in zwei Hälften zerfallen und von der Mittelsäule abgelöst werden. Die auf diese Weise gebildeten, den Karpellen entsprechenden, dreiwandigen Behälter bleiben nur basal an der Mittelsäule befestigt (Fig. 1). In sie hinein werden beim Aufspringen der Kapsel die an den zentralständigen Samenleisten sitzenden, winzigen Samen entleert und liegen dort frei, aber immerhin so gut aufbewahrt, daß man z. B. bei Rhododendron hirsutum im folgenden Frühjahr noch reichlich Samen in den Klappen vorfinden kann. Die Fernverbreitung der recht flugfähigen Samen durch den Wind funktioniert also sicherlich sehr gut.

Ausnahmen von der regelmäßigen Kapsellage sind vorhanden. Bei

1) Hier sei erwähnt, daß die Zweigspitzen von Andromeda calyculata im hiesigen botanischen Garten sich allherbstlich in der auffälligsten Weise horizontal stellen, und zwar so weit als sie die jungen für die nächste Frühjahrsblüte bestimmten Knospen tragen. Die Horizontalstellung äußert sich auch noch in den kurzen, rings um den Zweig angeordneten Knospenstielen in fein abgestimmten Krümmungen — ein offenbar durch die Knospen bedingter, von mir nicht weiter untersuchter Diageotropismus.

Ledum palustre und grönlandicum biegen sich die zur Blütezeit aufrechten Stiele postfloral am Zweige zentrifugal bogig nach abwärts, zur Zeit der Fruchtreife stehen sie alle an steif elastischen Stielen streng vertikal. Die Nutation dürfte auf positivem Geotropismus beruhen, bei Horizontalorientierung von Blütenständen erfolgte sie an allen Stielen einseitig nach abwärts. Und wie sonderbar! — auch die Kapselöffnung ist gerade umgekehrt. Im Prinzip gleicht sie zwar der von Rhododendron, aber die einzelnen Klappen lösen sich mit den Septen nicht am morphologisch oberen, dem Griffelende, von der Mittelsäule, sondern an der Basis (Fig. 2). Die winzigen Samen gelangen beim Aufspringen gleichfalls in die Fächer. Der Erfolg ist derselbe, eine sehr langsame anemochore Samenausstreuung und infolge der feilspanförmigen Ausbildung und der Luftführung der Samenschale ein weiter Transport („Semina scobiformia"). Wenn man an den alten Kapseln bis tief in den nächsten Sommer hinein noch reichlich keimfähige Samen findet, so wird das, wie auch bei den aufrechten Früchten, besonders dadurch erreicht, daß die einzelnen Klappenfächer stark hygroskopisch sind und bei Befeuchtung innerhalb weniger Sekunden den auf ihrer Innenseite klaffenden Spalt schließen und sich kurz darauf auch gegen die Mittelsäule zusammenlegen.

Nach Abschluß dieser Beobachtungen wurde ich gewahr, daß schon der alte Gleditsch („Forstwissenschaft") die postflorale Nutation bei Ledum beobachtet hat. Leider aber hat er sich nur unreife Kapseln angesehen, so daß er den Nutzen darin erblicken zu können glaubte, daß auf diese Weise die Samen besser herausfallen könnten. Warum Rhododendron u. a. sich die aufrechte Lage leisten können, vergißt er allerdings zu begründen. K. Ch. Sprengel[1]) kannte seine Notiz, sah sich aber auch die reifen Kapseln an, was ihn zu folgender heiteren Kritik veranlaßte: „Wenn Gleditsch aber hernach sagt, daß die Stiele der Früchte, wenn diese reif sind, sich nach unten zu biegen, damit die Samenkörner herausfallen können, so muß es gerade umgekehrt heißen, damit sie nicht herausfallen können, sondern durch den Wind herausgeworfen und weit verstreut werden. Denn die Samenkapseln bekommen an der Basis Öffnungen, welche also, wenn die Stiele sich abwärts gebogen haben, oben stehen". Auch bei Eug. Warming[2])

1) Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. Berlin 1793.

2) The structure and Biology of Arctic Flowering Plants, 1. Ericineen. Morphology an Biology by E. Warming. Meddelelser om Grønland, 36. Hft., Kopenhagen 1912, S. 10.

finde ich die Beobachtung notiert: „The valves open from the base towards the apex and persiste, this should be connected with the fact that the capsule is inverted and nods on the curving stalk".

Eine zweite Ausnahme unter den kapselfrüchtigen Ericaceen, d. h. eine Abwärtsbiegung des Fruchtstieles, begegnete mir bei

Calmia augustifolia,

die nach den Beobachtungen an Ledum mein erhöhtes Interesse auf sich zog. Sie liefert einen dritten, ebenso interessanten Typus. Die im Gegensatz zu Rhododendron und Ledum kugelige Gestalt ihrer Kapsel kommt dadurch zustande, daß die Mittelsäule im Verhältnis zu den Karpellen kurz bleibt und diese infolgedessen scharf nach innen eingekrümmt sind. Der Griffelansatz liegt auf diese Weise tief am Grunde der Kapsel (× in Fig. 1, 2 u. 3a). Von der Mittelsäule aus ragen die Plazenten als Vorsprünge frei in die Kapselfächer hinein. Die Samenentleerung verlief im Moorland des Botanischen Gartens folgendermaßen: Im Herbst des ersten Jahres lösten sich zwar die Karpelle bei der Austrocknung voneinander los, blieben aber sehr fest um den Griffel zusammengeschlossen. Im ersten Herbst konnten sie noch keine Samen entleeren [Fig. 3a u. b][1]). Früher oder später fiel der Griffel ab. Erst im folgenden Sommer bei der weiteren Austrocknung, die auch die großen Plazenten stark einschrumpfen ließ, traten die Fächer auseinander und öffneten sich an ihrer Innenseite. Dabei ist die bei Ledum und Rhododendron gerade Längsspalte entsprechend der Karpellkrümmung ebenfalls U-förmig gebogen und nach oben gekehrt (Fig. 3c). Die Samen fallen bei der Loslösung in die Fächer und liegen wohlgeborgen in deren becherförmigem Mittelteil. Durch die Einkrümmung der Karpelle ist also bei Calmia dasselbe erreicht, was bei Ledum durch die Loslösung derselben an der Basis erzielt ist. Eine basale Loslösung wäre bei Calmia, wo Basis und Spitze der Fruchtblätter sich berühren, auch gar nicht zu erreichen. Man kann sich leicht überzeugen, daß auch so die Samenentleerung nur bei ganz kräftiger Erschütterung vor sich geht und man findet auch über den zweiten Winter bis in das dritte Jahr hinein noch Samen in den abgestorbenen Kapseln vor.

Außer bei den drei genannten Pflanzen, bei denen die Nutation erst postfloral erreicht wird, ist die nickende Lage anzutreffen bei den kleinen Kapseln der Ericoideen (z. B. Calluna vulgaris und Erica carnea), die in der Blütenlage verharren. Die Krone fällt nicht ab und hüllt später im vertrockneten Zustand die Kapsel ein. Bei Calluna krümmen

1) Cassiope soll sogar erst unter der Schneedecke reifen.

sich die Kronzipfel nach innen zusammen und bewirken einen ebenso ausgiebigen Verschluß wie die Glöckchenkronen vieler Erica-Arten. Bei heftigem Winde werden die ganzen Blüten mit den Kapseln losgerissen und fortgetrieben. Wie ausgiebig eine derartige Verbreitung sein kann, geht aus Angaben von Sernander[1]) und E. Warming[2]) hervor.

Pirolaceen.

Die nahe verwandten Pirolaceen besitzen durchwegs Kapselfrüchte, die sich ganz ähnlich wie die der Ericaceen, aber ausnahmslos fachspaltig öffnen. Die Blüten sind bei keiner der mir bekannten Formen aufrecht, meist sind sie völlig abwärts (Chimaphila umbellata, Pirola uniflora) oder schräg abwärts (Sekt. Eu-Pirola) orientiert. Bei Monotropa ist die ganze Infloreszenz durch eine scharfe Biegung des Sprosses unterhalb des Blütenstandes um 180° vertikal abwärts gerichtet [nach Möbius[3]) infolge positiven Geotropismus]. Bei Ramischia secunda bilden die Blüten eine einseitige Traube [„un épi unilateral, du côté de la lumière“[4])], in der sie zur Zeit der Anthese senkrecht von der Achse, also etwa horizontal, abstehen.

Nach der Anthese ist das Verhalten je nach der Stellung der Blüte ein verschiedenes. Bei Monotropa Hypopitys und Pirola uniflora, die schon zur Blütezeit völlig abwärts gekehrt waren, erfolgt unter kräftigem Wachstum eine völlig vertikale Aufrichtung der Infloreszenz bzw. der Fruchtstiele. Daß dies bei Monotropa unter Höhersteigen des Krümmungsscheitels geschieht, kann vorläufig wegen der Schwierigkeiten der längeren Beobachtung nur als wahrscheinlich bezeichnet werden. Bei den übrigen Pirola-Arten (Sektion Eu-Pirola) und Ramischia secunda senken sich die Stiele aus ihrer halb nickenden Blütenlage erst postfloral völlig abwärts. Ihr Verhalten stellt gegenüber dem der erstgenannten, speziell P. uniflora, offenbar ein gehemmtes dar. Sie erreichen die Lage erst postfloral, die jene schon in der Blüte innehatten. Die einmal eingenommene Lage behalten die Früchte auch zur Reifezeit bei.

Mit dieser verschiedenen Stellung steht nun auch hier eine verschiedene Öffnungsweise der sonst recht gleichartig gebauten Kapseln

---

1) Sernander, R., Den Skandinaviska vegetationens Spridningsbiologie, Berlin-Upsala 1901, S. 406.

2) Warming, E., Om Grönlands Vegetation. Meddel. om Grønland XII, 1887, S. 207.

3) Möbius, Über die Orientierungsbewegungen von Knospen, Blüten u. Früchten, Stahl-Festschrift, Flora 1918.

4) Vaucher, Histoire physiologique des Plantes d'Europe, Paris 1841, III, S. 359.

in Zusammenhang. Wenn nämlich Drude[1]) von der Gattung Pirola allgemein sagt: „Klappen vom Grunde aus in der Mitte der fünf Fächer aufspringend“, so gilt das meinen Beobachtungen nach nur für die abwärts gerichteten Kapseln aus den Sektionen Eu-Pirola und Ramischia (beobachtet an Ramischia secunda [Fig. 5] und Pirola rotundifolia), nicht aber für die aufrechten Kapseln von Pirola uniflora, die sich ebenso wie die von Monotropa am Griffelende zu öffnen beginnen. Auf diese Weise wird hier ähnlich wie bei den genannten Ericaceen eine sehr langsame Verbreitung der Samen durch den Wind erreicht, die wiederum, wie bei Ledum, durch ihr geringes Gewicht, ihre feilspanförmige Ausbildung und die häutige bis netzige Beschaffenheit der Samenschale großes Flugvermögen besitzen. Bei der Durchsicht der Literatur wurde ich gewahr, daß als der Entdecker dieser Korrelationen Irmisch zu gelten hat, der dafür auch eine kausale Erklärung zu geben versucht, wenn er sagt[2]): „Über das Aufspringen der Klappen der Pyrolaceen scheint im allgemeinen folgendes zu gelten: Bei denen, wo sie bei der Reife aufwärts gerichtet sind, klaffen sie zuerst und am meisten auf dem Gipfel, bei den Pyrolaceen mit herabgeneigten Früchten aber an der Basis. Es sind also die infolge jener Richtung der reifen Frucht mehr nach oben gewendeten Partien, die zuerst spalten, vielleicht weil hier durch die angegebene Lage die Vertrocknung der Elementarteile zuerst eingeleitet wird“.

Campanulaceen.

In der Gattung Campanula befindet sich bei der Mehrzahl der Arten die Blüte in nickender Lage, eine Ausnahme machen die Formen mit sitzenden Blüten (C. glomerata, thyrsioidea usw.) und eine Reihe anderer, zu denen C. cenisia und turbinata gehören. Eine Nutation nach der Blütezeit kenne ich nicht, die aufrechten bleiben es auch zur Fruchtzeit. Bei der nickenden Blütenlage dagegen ist das postflorale Verhalten ein verschiedenes. Bei einem Teil, wohl dem größeren, wird die Lage beibehalten, wobei die Krümmung noch verschärft werden kann (C. medium, tomentosa, latifolia); bei anderen erfolgt eine vertikale Aufrichtung, die bei C. patula als negativ geotropisch durch Orientierungsversuche erwiesen wurde. Die Aufrichtung findet auch statt bei Platycodon grandiflorus, während Adenophora liliifolia die Blüten in der nickenden Lage beläßt. Von anderen Gattungen führen Specularia, Wahlenbergia hederacea, Phyteuma und Asyneuma, Jasione und Edrai-

1) Drude in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien IV., 1, S. 9.
2) Irmisch, Th., Kurze Mitteilungen über einige Pirolaceen. Flora 1859, S. 499.

anthus (graminifolius) keine Entfaltungsbewegungen aus. Die Gattung Lobelia zeigt die bekannte Resupination der Blüten [s. Goebel[1])].

Wie schon de Candolle[2]) und ohne Kenntnis von dessen Angabe W. Brenner[3]) entdeckt haben, geht auch hier Hand in Hand mit der verschiedenen Kapsellage eine Verschiedenheit in der Art der Öffnung. Sie erfolgt bei den einzelnen Gattungen in der mannigfaltigsten Weise, durch Poren (Campanula, Adenophora), Klappen (Platycodon, Jasione, Lobelia, Wahlenbergia), Längsrisse (Specularia) oder Querrisse (Musschia). Bei Campanula geschieht die Öffnung durch drei oder fünf wandständige Poren, aber nicht immer, wie vielfach kurzweg für die ganze Gattung angegeben wird, dadurch, daß sich ein Läppchen nach außen schlägt (Fig. 10) und die Samen ganz langsam ins Freie gelangen läßt. Wenn es vorhanden ist, klappt es bei Befeuchtung in kurzer Zeit zu. Diese Poren liegen bei aufrechter Kapsellage am oberen, dem Kelchende, bei nickender Lage an der Basis, dicht beim Stielansatz, somit in beiden Fällen an der nach oben gekehrten Seite. Ersteres ist z. B. der Fall bei Campanula patula (Fig. 9), persicifolia, turbinata, carpatica, rapunculus, cenisia, Zoysii, das letztere bei C. medium (Fig. 10), rapunculoides, tomentosa, latifolia, latiloba, rotundifolia, longistyla und zahlreichen anderen Arten, alle mit nutierenden Kapseln. Nach Leclerc du Sablon[4]) entsteht die Pore durch die verschiedene Austrocknung der Außen- und Innenseite der Wände längs eines Faserbündels, das vom Kelchrand nicht bis zum Stielende durchzieht, und zwar immer am Ende dieses Bündels, und die verschiedene Lage der Poren soll durch die verschiedene Länge desselben bedingt sein (was ich nicht nachgeprüft habe).

Von anderen Gattungen öffnen sich am oberen Ende, jedoch nicht poricid, sondern in der oben angegebenen Weise, die aufrechten Kapseln von Platycodon grandiflorus, Wahlenbergia capensis, Lobelia, Jasione, Specularia, Asyneuma canescens, Edraianthus graminifolius, während die nickenden Kapseln von Adenophora liliifolia und Michauxia basale Poren besitzen. Für Phyteuma spicatum gibt Brenner (a. a. O.) eine Öffnung am Stielende der Kapsel an, doch sollen die Kapseln nur im unteren Teil des Fruchtstandes nicken, im mittleren sollen sie wagerecht, im Gipfelteil aufrecht stehen. Ich selbst habe die Pflanze daraufhin noch nicht geprüft.

1) Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung, Jena 1920, S. 262 ff.

2) De Candolle, Monographie des Campanulacees, Paris 1830.

3) Brenner, W., Samenverbreitung bei Brunella und Campanula, Naturwissenschaftliche Wochenschrift, N. F. Bd. V, Jena 1906, S. 409.

4) Leclerc du Sablon, Recherches sur le Déhiscence des Fruits, Annales des Sciences Naturelles VII, Botanique, T. XVIII, Paris 1884, p. 67.

Da allgemein zur Reifezeit auch die Fruchtstiele und die ganzen Sprosse vertrocknen und steif elastisch werden, funktioniert die Windausstreuung sehr korrekt und sichert eine weite Verbreitung, z. B. bei Campanula medium oder rapunculoides. Dazu kommt manchmal eine geflügelte Samenschale. Bei den genannten kann man sich auch leicht überzeugen, daß eine umgekehrte Stellung auch ohne Erschütterung zu einer sehr raschen Entleerung führen müßte. Aber nicht bei allen Arten ist dem so. Die aufgerichteten Kapseln nämlich besitzen, soweit sie beobachtet wurden, alle viel kleinere Poren, die sich nicht durch das Zurückklappen eines Läppchens öffnen. Die Außenwand schlägt sich vielmehr rings um die Pore nach innen und wirkt auf die enthaltenen Samen wie die Blasenklappe von Utricularia auf das eingefangene Getier. Die Aussaat der Samen ist auf diese Weise noch weiter erschwert, und man braucht die Kapsel nur umgekehrt zu halten, um sich zu überzeugen, daß die Ausstreuung auch bei umgekehrter Lage oder auch bei anderer Stellung der Poren eine verzögerte wäre. Bei manchen werden die Samen überhaupt erst dann völlig entlassen, wenn die Kapselwände der Verwitterung anheimfallen, was noch im selben Herbst geschehen kann. Für solche aufrechte Kapseln ist also die Lage der Pore eine mehr oder weniger gleichgültige. Und tatsächlich gibt es unter ihnen Ausnahmen, sehr spärliche zwar, für die die genannten Lagebeziehungen nicht zutreffen. Zunächst fand ich bei Campanula lactiflora die Poren genau in der Mitte der Seitenwände, was De Candolle (a. a. O.) auch für C. scouleri, trachelium, coeruleum und Specularia perfoliata, alle mit aufrechten Kapseln, verzeichnet. Soweit ist die Stellung noch gleichgültig, aber bei „Campanula fragilis, lactiflora usw." (über lactiflora s. dagegen oben!) sollen sie sich nach seinen Angaben sogar an der Basis öffnen, trotz aufrechter Stellung. „Toutes les fois", faßt er zusammen, que la capsule s'ouvre par le sommet, elle est aussi dressée, mais l'inverse n'est pas vrais" (a. a. O. p. 32!). Immerhin seien das nur spärliche Ausnahmen, bei $^{19}/_{20}$ der Arten seien die Dehiszenzverhältnisse „aussi défavorable que possible à la dispersion des graines".

Wie soll sich die Erklärung dazu nun stellen? Die normale Kapsellage ist bei Campanula jedenfalls die schon zur Blütezeit vorhandene nutierende, in diesem Fall ist auch die basale Kapselöffnung mit der typischen Klappenvorrichtung ausnahmslos anzutreffen. Bei den übrigen Arten könnte man in der Aufrichtung der Kapsel eine Anpassung an die apikale Öffnung erblicken. Dagegen sprechen aber die zuletzt angeführten Tatsachen, die Ausnahmen mit mittel- und basalständigen Öffnungen und der andere Bau der Poren überhaupt. Ge-

rade das letztere zeigt, daß es bei ihnen auf die Lage der Poren (oder der Kapsel) wenig ankommt, Formen mit solchen Poren, gleichgültig wo sich dieselben befanden, konnten ihre Kapseln jederzeit ohne Schaden für die Samenverbreitung aufrichten. Ob dann die meist apikale Lage dieser Poren schon vorhanden war oder sich erst nachträglich herausbildete, ist zunächst eine Frage zweiter Linie. Es erscheint mir dies als die natürlichste Annahme, die allein sich ergibt, wenn man sowohl die Ausnahmefälle als auch den verschiedenen Öffnungsmodus mit in Rechnung setzen will.

Auf weitere, meines Wissens noch nicht beschriebene Korrelationen solcher Art wurde ich auf einem Herbstspaziergang im Jahre 1921 bei den

Orchideen

aufmerksam. Die Öffnung der Orchideenkapseln hat wiederum Leclerc du Sablon (a. a. O. S. 88) untersucht und anschaulich geschildert. Ich folge ungefähr seinen Worten: Die Öffnung der einfächerigen Kapsel geschieht durch sechs Spalten, welche sich über die ganze Länge der Frucht ausdehnen, aber weder am Stiel- noch am Kronenende zusammentreffen und daher keine Klappen ablösen. Sie stehen zu zweien gepaart auf beiden Seiten der Mittelrippe der Karpelle. Die an den Enden verbundenen drei isolierten Nerven und die drei Klappen bieten so den Anblick einer von sechs Bändern gebildeten Spindel („un fuseau formé de six cordons"). Die drei den Mittelrippen entsprechenden Bänder sind nach der Öffnung stärker gekrümmt und erscheinen länger als die drei anderen. Zu beiden Seiten der Nerven ist das Parenchym von sehr dünnwandigen Zellen gebildet, deren Wände gegen die Karpellränder an Dicke ständig zunehmen. Bei der Austrocknung der Kapsel werden sich die festen Mittelrippen am wenigsten verändern, stärker die Parenchymteile mit den schwächeren Fasern der Karpellsuturen. Zu beiden Seiten der drei Mittelrippen als an den Stellen geringsten Widerstandes, entstehen infolgedessen sowohl durch meridionale als durch quertangentiale Zugkräfte Spalten, die Spindelachse wird verkürzt, und die festeren Mittelrippen werden nach außen vorgewölbt.

Ich selbst beobachtete zunächst Kapseln von Orchis incarnatus und Cephalanthera grandiflora, die aufrecht orientiert sind. Die Torsion des Fruchtknotens zur Blütezeit ist an ihnen wie allgemein bei gedrehten Orchideenpistillen wieder rückgängig gemacht. Die Dehiszenz erstreckte sich nun keineswegs von Anfang an auf die ganze Länge der Kapsel. Sie nimmt deutlich ihren Ausgang am oberen, verdickten Ende,

und noch bevor sich die Spalten auch auf den basalen Teil ausdehnen, werden reichlich Samen durch den Wind aus dem oberen Teil entleert (Fig. 6).

Bei Epipactis palustris dagegen sind die Kapseln als Ausnahme von unseren einheimischen Orchideen abwärts gerichtet, und die Öffnung beginnt hier am basalen schmäleren Teil der Kapsel (Fig. 7). Dies ist so ausgesprochen, daß sogar der angrenzende Teil des Stieles bei der Öffnung in einzelne Fasern zerschlitzt wird, bevor die Dehiszenz auch im oberen Teil erfolgt.

Noch Schöneres aber leistet sich Neottia nidus avis. An den Kapseln, die starr horizontal von der Traubenachse abstehen, löst sich überhaupt nur eine solche Längsrippe los, nämlich die auf der morphologisch abaxialen Seite gelegene, die dadurch, daß die hier vom Stiele selbst ausgeführte Resupination der Blüte postfloral nicht rückgängig gemacht wird, nach oben gekehrt ist. Die anderen beiden Rippen lösen sich erst bei völligem Austrocknen und auch dann nur so wenig ab, daß bei ihnen eine Samenentleerung nicht stattfinden kann (Fig. 8). Die große Widerstandsfähigkeit der Mittelrippen ist also hier auf die eine abaxiale beschränkt, die beiden anderen verhalten sich fast wie die übrige Kapselwand, was damit in engem Zusammenhang steht, daß die Neottiakapsel im Gegensatz zu den vorhergenannten eine ausgesprochene Dorsoventralität auch in ihrer äußeren Form verrät. Die Samen der Orchideen sind ähnlich wie die von Ledum und die der Pirolaceen nach Gewicht und Größe von minutiöser Beschaffenheit, und ihr Transport ist besonders bei der häutig-flügeligen Ausbildung der Schale auch für den leisesten Wind ein leichtes Spiel.

Die Öffnung der Kapsel an sich scheint nicht bei allen Orchideen unter gleichen Erscheinungen zu erfolgen. Bei vielen mag es Austrocknung und dadurch verursachte Sprengung sein. Bei Cephalanthera und Epipactis aber geschieht es jedenfalls an der noch grünen, lebenden Kapsel durch Auflösung der betreffenden Gewebepartien, wobei an dieser Stelle nur die faserigen Elemente übrig bleiben. Soweit es sich oberflächlich beurteilen läßt, handelt es sich nicht um einen autolytischen Prozess, sondern ein Verfaulen der parenchymatischen Bestandteile. Derselben Zersetzung erliegen z. B. bei Cephalanthera grandiflora schon vor der Kapselöffnung die Tragblätter (Fig. 6).

Die chilenische Burmanniacee Arachnitis uniflora, die in ihren biologisch-ökologischen Verhältnissen weitgehend mit Neottia übereinstimmt und nach Reiche[1]) ihre Kapseln ebenfalls horizontal stellt,

1) Reiche, Karl, Grundzüge der Pflanzenverbreitung in Chile. Die Vegetation der Erde Bd. VIII, Leipzig 1907.

möchte ich den wenigen, denen sie lebend zur Verfügung steht, in dieser Beziehung zur Beobachtung empfehlen.

Die genannten Familien, Orchideen, Pirolaceen und viele Ericaceen (Ledum, Rhododendron usw.), nicht dagegen die Campanulaceen, sind durch äußerst kleine, sehr flugfähige Samen ausgezeichnet, die sogar vollkommen unentwickelte Embryonen enthalten (ob dies auch für Ericaceen gilt, ist mir nicht bekannt). Man hat dies mit Recht damit in Zusammenhang gebracht, daß diese Pflanzen wegen ihrer durch die Mykorrhiza bedingten schwierigen Keimungsverhältnisse auf die Ausbildung einer möglichst großen Samenzahl und eine möglichst reichliche Samenverbreitung angewiesen seien und in deren Interesse die Embryoausbildung möglichst zurückstellen. Es ist daher beachtenswert, daß die geschilderten Verhältnisse gleichfalls mit der Samenverbreitung in Zusammenhang gebracht werden können.

Im Anschluß daran sei noch eine Solanacee erwähnt,

Nicandra physaloides.

Für die Familie habe ich gezeigt (1922, a. a. O.), daß die Mehrzahl der Beerenfrüchte abwärtsgerichtete, alle Kapselfrüchte dagegen aufrechte Fruchtstiele besitzen. Eine sehr eigenartige Stellung nimmt dazwischen Nicandra ein. Die Blütenstiele sind bei ihr zur Knospenzeit nach abwärts gekrümmt, zur Zeit der Anthese wieder fast aufgerichtet, nach der Blütezeit senken sie sich, jetzt nur im obersten Teil, wieder vertikal nach abwärts. Der Kelch wächst dabei erst postfloral, ähnlich dem von Physalis, zu einem Vielfachen seiner ursprünglichen Größe, aber seine Blätter bleiben frei und nehmen keine besondere Färbung an. Die Lockfarbe ist auch entbehrlich, denn was der Kelch umschließt, ist keine saftige Beere mehr, und wir können zögern, sie eine Beere oder eine Kapsel zu nennen. Während ihres Wachstums gleicht sie noch lange Zeit völlig der saftigen Judenkirsche, statt aber bei der Reife sich zu verfärben und Saft zu speichern, wandert das Wasser ab, die Beere trocknet ein und bekommt eine dünnhäutige, blasig-kugelige, kaum gegliederte Wand. Es ist eine typische Trockenfrucht, trockener als manche andere zu den Trockenfrüchten gezählte Kapsel, in der die leichten linsenförmigen Samen sich von den Plazenten lösen. Wenn sie trotzdem in der Systematik (z. B. in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien) als „saftlose Beere" bezeichnet wird, so hat das durch den naheliegenden Vergleich mit Physalis seine volle Berechtigung. Die Öffnung vollzieht sich derart, daß an der Basis, also an der nach oben gekehrten Seite, und zwar erst bei der völligen Austrocknung, unregel-

mäßige Risse entstehen und die dünne Wand sich nach außen ebenso unregelmäßig zurückrollt (Fig. 4). So wird die Aussaat von der Erschütterung durch den Wind abhängig gemacht, da sich überdies noch die schützende Hülle der Kelchblätter dicht über die Öffnungen legt. Durch die auch hier starre Beschaffenheit der Fruchtstiele und der abgestorbenen Sprosse wirkt das ganze Gebilde als sehr elastische Streubüchse, aus der nur bei kräftigem Stoß die leichten Samen entleert werden. Für das hier in Rede stehende Problem ist es von Wichtigkeit, daß sich diese eigenartige Frucht mit großer Sicherheit von den Saftbeeren ihrer Verwandten herleiten läßt, bei denen die nickende Lage aber eine allgemeine ist. Bei der Umbildung derselben zu einer trockenen Spaltfrucht[1]) erscheint es begreiflich, daß diese von Anfang an an der nach oben gekehrten Seite ihre Öffnung erhält, wo sie der Beleuchtung und Erwärmung durch die Sonne ausgesetzt ist.

Allgemeines.

Den vorgeführten Fällen können vielleicht bei allgemeinerer Beachtung im Laufe der Zeit noch weitere angefügt werden. Sie genügen aber jedenfalls, um klar und deutlich das Vorhandensein von Beziehungen zwischen der Lage und der Öffnungsweise der Kapselfrüchte zu erweisen.

Um zur Erklärung zu kommen, können wir zunächst getrost die von Irmisch (s. oben!) stammende Ansicht akzeptieren, daß erst nach erfolgter Nutation sich sekundär, infolge der stärkeren Erwärmung der Unterseite, die Umkehrung der Öffnungsweise herausgebildet hätte. Dies wird ganz besonders durch die Verhältnisse bei Neottia und Nicandra. die Irmisch gar nicht kannte, nahegelegt. Daß man dabei nicht an eine jedesmalige individuelle Wiederholung dieser Einwirkung denken darf, sondern daß die Dehiszenz als bereits erblich fixiert angenommen werden muß, braucht kaum erwähnt zu werden, und es war von vornherein zu erwarten, daß die Versuche, die Fruchtöffnung durch künstliche Umkehrung der Frucht während ihrer ganzen Entwicklungszeit zu beeinflussen (was an Campanula und Nicandra ausgeführt wurde), fehlschlugen.

Aber nicht das war das hauptsächliche Ergebnis unserer vergleichenden Betrachtung, diese sollte vielmehr in erster Linie zeigen, daß in Beziehung auf die Samenaussaat gewisse Abhängigkeiten existieren, indem in irgendeiner Weise für die Fernverbreitung gesorgt sein muß. Dazu sind die verschiedensten Möglichkeiten gegeben. Die erwähnten Pflanzen haben keine andere Einrichtung als die, daß sie sich auch

1) Nach dem früher (1922, a. a. O., S. 370) Ausgeführten gibt es nämlich auch saftige Spaltfrüchte.

nach der Veränderung der Kapsellage durch ihre veränderte Dehiszenz den Wind als Verbreiter gesichert haben.

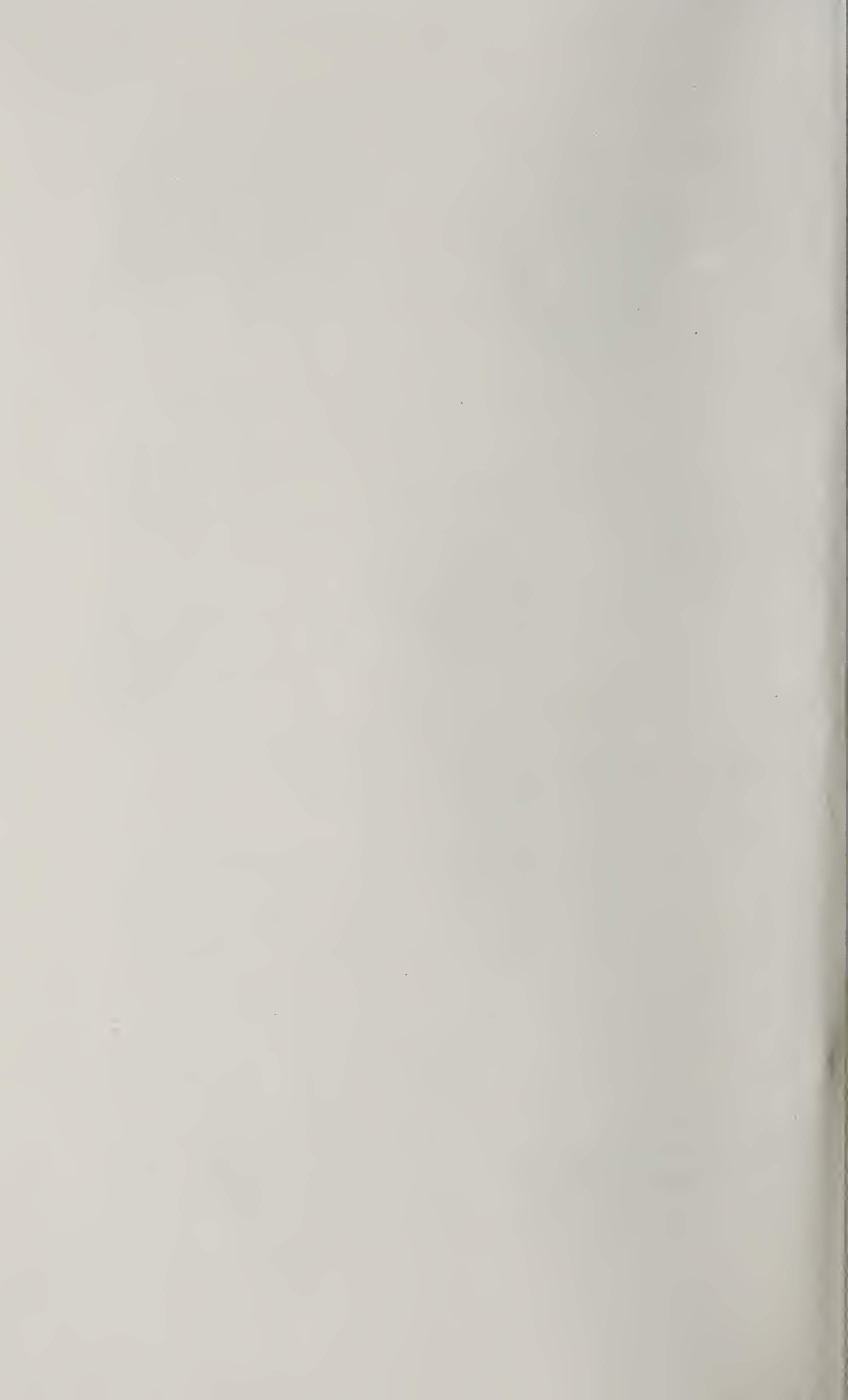
Von diesem Standpunkt allein aus könnte auch zunächst daran gedacht werden, die inverse Dehiszenz sei primär vorhanden gewesen und die Nutation stelle eine Anpassung daran dar, wie es in der Sprengelschen Äußerung (s. oben!), wenn auch vielleicht nicht mit Absicht, enthalten ist. Abgesehen davon, daß dies dem oben festgehaltenen Gedanken von Irmisch widerspricht, wäre es auch unverständlich, wie die Verbreitung vor dem Zustandekommen der Anpassung stattgefunden hätte. Gerade aber das Beispiel von Neottia zeigt aufs deutlichste, daß eben nicht der Öffnungsmodus das Primäre ist. Hier liegt nämlich der springende Punkt nicht in einer Nutation, sondern in einer Torsion des Stieles, und die Torsion ist ja auch bei der überwältigenden Mehrheit der übrigen Orchideen mit aufrechten oder nickenden Kapseln vorhanden. Sie steht zweifellos auch bei Neottia mit der Bestäubung in Zusammenhang, ist auch schon zur Blütezeit vorhanden und wird wohl, wie Goebel (a. a. O.) annimmt, nur deshalb nicht rückgängig gemacht, weil sie ausnahmsweise in dem postfloral nicht mehr wachstumsfähigen Stiel ihren Sitz hat. Auf Schwierigkeiten stößt man auch durch die umgekehrte Voraussetzung, daß sich die inverse Dehiszenz erst im Anschluß an die nickende Lage herausgebildet hätte. Wir müßten in diesem Falle annehmen, daß die Ausgangsformen noch eine für die Verbreitung mehr oder weniger indifferente Dehiszenz besessen hätten oder daß die Umbildung sehr bald erfolgt sei. Dies würde aber immer tiefer in graue Theorien führen und deshalb sei genug davon gesagt.

Wie dem auch sei, jedenfalls ist bei den angeführten Fällen durch die veränderte Öffnung der Kapsel die Verbreitung gesichert. Das behandelte Phänomen kann sich also den eingangs aufgeführten vier Möglichkeiten für eine postflorale Nutation, nämlich der Verbreitung durch Vögel bei Beeren- und Steinfrüchten, der Wasserverbreitung bei allen Wasserpflanzen, der synzoischen Verbreitung bei den Myrmekochoren und schließlich der Wiederaufrichtung bei der Reife mit folgender Windaussaat oder Ausschleuderung der Samen [1]) als fünfte Möglichkeit anschließen. Deswegen erscheinen mir die Nutationen der Fruchtstiele

1) Samenausschleuderung erfordert aber nicht immer eine aufrechte Lage der Frucht. Die Kapseln von Impatiens erreichen auch in ihrer nickenden Lage durch seitliche Ausschleuderung eine erhebliche Wurfweite, und Ecballium elaterium mag mit den hier geschilderten Korrelationen verglichen sein, indem seine im Reifestadium schräg nickende Frucht die Samen an dem hinteren Ende nach oben ausspritzt.



. Troll. Verlag von Gustav Fischer in Jena.



nicht als notwendige Anpassungen, sondern in gewissem Sinne ganz ähnlich wie die Reduktionserscheinungen parasitärer Organismen, nämlich als eine durch ersetzende Faktoren ermöglichte Veränderung der normalen aufrechten Stellung. Und ähnlich steht es meines Erachtens mit vielen Erscheinungen aus dem Formenschatz der belebten Natur gerade unter den allgemeinen lebens- und fortpflanzungswichtigen Vorgängen. Zwar schaffen die Organismen aus innerem Antrieb eine unübersehbar mannigfache Formenfülle, aber immer in dem bald weiter, bald enger gezogenen Rahmen der äußeren und inneren Lebensbedingungen und mit ihnen in inniger Verknüpfung.

Die vorstehend niedergelegten Beobachtungen habe ich im Jahre 1921 noch während meiner botanischen Tätigkeit teils im Botanischen Institut Nymphenburg, teils in der freien Natur angestellt. Herrn Dr. Rolf Nordhagen aus Kristiania, der in zuvorkommender Weise die Kosten der Illustrationen übernahm und damit die Drucklegung ermöglichte, bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Verzeichnis der Abbildungen auf Taf. VI.

Fig. 1. Rhododendron hirsutum. Geöffnete Kapsel.
„ 2. Ledum palustre. Dass.
„ 3. Calmia augustifolia. Kapsel.
Im ersten Herbst: a) im Längsschnitt (nat. Lage);
b) in der Aufsicht (Griffelende).
Im zweiten Herbst: c) seitlich nach Entfernung von zwei Karpellen;
d) in der Aufsicht.
„ 4. Nicandra physaloides. Frucht geöffnet, mit Kelch (zwei Kelchblätter entfernt).
„ 5. Ramischia secunda. Geöffnete Kapsel in nat. Lage.
„ 6. Cephalanthera grandiflora.
„ 7. Epipactis palustris.
„ 8. Neottia nidus avis.
„ 9. Campanula patula.
„ 10. Campanula medium.
(Fig. 6–10:) Kapseln geöffnet in normaler Lage.

× bei Fig. 1, 2 und 3a bezeichnet zum Vergleich die Ansatzstelle des Griffels.

Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen.

Von W. S. Iljin.

Die Pflanzen der Steppen-, Halbwüsten- und Wüstengebiete haben oft an bedeutenden Wassermangel zu leiden, welcher einen dermaßen starken Wasserverlust zur Folge hat, daß die Pflanzenorgane ihren Turgor verlieren und formlos hängen bleiben. Einige Forscher [1]) haben systematische Quantitativmessungen ausgeführt, welche zeigten, daß die Pflanzen in gewissen Momenten große Wassermengen verlieren. Beim Studium der Frage über den Einfluß des Wassermangels auf den Kohlenstoffwechsel wollte ich feststellen, wie groß der Wasserverlust bei den in den Steppen des Gouvernements Jekaterinoslaw, wo meine Versuche meistenteils angestellt wurden, wachsenden Pflanzen zu sein pflegt. Einen Teil dieser Versuchsergebnisse werde ich im nachfolgenden angeben.

So war z. B. der 29. Juni 1917, als die relative Feuchtigkeit nur 21% erreichte, besonders trocken. Die Blätter vieler Kultur- und wildwachsenden Pflanzen verwelkten. Zur Bestimmung des Grades der Entwässerung wurde der Wassergehalt in den Blättern erstens mitten am Tage und zweitens am darauffolgenden Morgen, als die Pflanzen mit Tau bedeckt waren und einen normalen Turgor hatten, bestimmt. Im Vergleich mit dem letzteren fehlte bei Plantago media 49% Wasser, bei Phlomis tuberosus 44%, bei Hesperis tristis 36%, bei Phlomis pungens 32%, bei Vicia Faba 27% und bei Papaver somniferum 24%, d. h. die Blätter verloren $^1/_2$, $^1/_3$ und $^1/_4$ ihres Wassergehaltes, wobei man diese Zahlen als verringerte ansehen kann, da die darauffolgenden Beobachtungen zeigten, daß während der Dürreperiode im Laufe von Tag und Nacht der Wassergehalt seinen normalen Betrag nicht erreicht. Das Wasserdefizit war nicht bei allen Arten gleich. Dieser Umstand

---

1) Livington, B. E. and Brown, W. H., Johs. Hopkins Univ. Circ. 242, 1912.

könnte dadurch erklärt werden, daß nicht alle Arten von demselben Vegetationsort genommen wurden, und daß folglich die Bedingungen der Wasserversorgung wesentlich voneinander abwichen. Bei gleicher Transpiration durch die oberirdischen Teile werden die in trockenen Böden wachsenden Pflanzen mehr an Wassermangel zu leiden haben. Selbst bei gemeinsamer Vegetation werden die Arten mit einem relativ mehr entwickelten, bis in feuchtere Bodenschichten reichenden Wurzelsystem eine größere Wassermenge aufnehmen und dieselbe besser ausnützen. Die Wasserversorgung wird nicht nur durch morphologische Besonderheiten, sondern auch durch physiologische Eigenschaften der Zellen, welche das Wasser aus dem Boden schöpfen, beeinflußt, wie z. B. durch ihre osmotische Kraft[1]. Im allgemeinen hängt der Entwässerungsgrad der oberirdischen Organe von dem Verhältnis des Wasserverlustes zur Zufuhr ab, wobei die verschiedenen Schutzvorrichtungen eine große Rolle spielen.

Jedoch weisen die nach der obenangegebenen Methode angestellten Beobachtungen einige Mängel auf. Erstens können, wie schon gesagt wurde, auch in Morgenstunden während der Dürreperiode die Blätter noch lange nicht mit Wasser gesättigt sein; zweitens kann die Ungenauigkeit von individuellen Schwankungen herrühren; zahlreiche Beobachtungen zeigten, daß die Blätter ein und derselben Art bei gleichen Vegetationsbedingungen verschiedene Wassermengen bei vollständiger Sättigung enthalten, und daß die Schwankungen sehr bedeutend sein können, weshalb auch der prozentuale Fehler groß ist. Deshalb wog ich im nachfolgenden ein und dieselben Blätter zunächst in frischem Zustand unmittelbar nach dem Abtrennen von der Wurzel, tauchte hierauf ihre Blattstiele in Wasser ein und übertrug sie in feuchte Atmosphäre, wo die Blätter mit Wasser gesättigt wurden; nach einer zweiten Wägung in frischem Zustande trocknete ich die Blätter vollständig aus und wog sie von neuem. Auf diese Weise wurde der Fehler infolge der individuellen Schwankungen ausgeschaltet, außerdem ging ich immer von dem konstanten Betrag der vollständigen Sättigung aus, was für die Versuche mit der Kohlenstoffassimilation von hoher Wichtigkeit war, da die Zahlen nicht mehr zufälligen Charakter hatten.

Zur Erläuterung will ich einen Versuch beschreiben, in dem einige ihren biologischen Eigenschaften nach voneinander abweichende und in verschiedenen Standorten — in Steppen und an Abhängen, auf

1) Fitting, H., Zeitschr. f. Botan. III, 1911. — Iljin, W. S., The Journ. of Ecology IV, 2, 1916 und Travaux Soc. Imp. d. Natur. de St. Pétersb. XLVII, 1916.

feuchten Wiesen und in Sümpfen — wachsende Pflanzen untersucht wurden. Proben wurden um 6, 11, 14 und 18 Uhr entnommen. Es ergab sich (s. Tabelle 1), daß in allen Perioden die Pflanzen an größerem oder kleinerem Wassermangel leiden können. Sogar in den Morgenstunden, wenn die Blätter mit Tau bedeckt waren, fehlten bis zur vollständigen Sättigung 10—20 %, gegen Mittag wird der Wassermangel größer, und nur am Abend läßt sich eine kleine Abnahme beobachten. Sogar bei Sumpfpflanzen, wo das Wurzelsystem vollständig in Wasser getaucht ist, vermag die Tagestranspiration nicht durch das Einsaugen gedeckt zu werden. Jedoch ist der Grad der Entwässerung bei den genannten Pflanzen verhältnismäßig gering und beeinflußt die physiologischen Funktionen wahrscheinlich nur sehr wenig. In Steppen und an Abhängen ist das Defizit größer, so verblieben z. B. Plantago major, Vicia Faba und zum Teil Plantago media den ganzen Tag in

Tabelle 1.

	Standort	Wassermangel in %			
		6 Std.	11 Std.	14 Std.	18 Std.
Alisma plantago L.	Sumpf	1/2	—	5	11
Rumex confertus Willd.	Wiese	4	7	8	9
Plantago major L.	„	3	4	9	20
Centaurea scabiosa L.	Abhang	14	15	14	16
Salvia silvestris L.	„	10	19	—	14
Marrubium praecox Janca	„	16	24	25	23
Phlomis pungens Willd.	„	20	30	31	25
Plantago media L.	Steppe	13	17	27	25
Vicia Faba L.	„	15	29	35	—
Plantago major L.	„	19	35	40	39

verwelktem Zustande, und der Wassermangel betrug bei ihnen mehr als 30 %. Bei anderen Arten ließ sich äußerlich kein Welken beobachten, was in der größeren Festigkeit ihrer Gewebe seinen Grund haben konnte. Es behalten z. B. die Blätter von Phlomis pungens, an trockenem Orte entwickelt, ihre Form bei, auch wenn ihnen die Wasserzufuhr abgeschnitten wird. Dasselbe ist in größerem oder geringerem Maße auch bei anderen Steppenpflanzen der Fall. Aus dieser und der vorhergehenden Beobachtung geht hervor, daß nicht alle Pflanzenarten unter Wassermangel in gleichem Grade leiden; so verloren z. B. Salvia silvestris und Centaurea scabiosa, die in den Jekaterinoslawschen Steppen gewöhnlich gut gedeihen, mehr als zweimal weniger Wasser als der ausschließlich an feuchten Standorten wachsende Plantago major;

in der Steppe gibt es nur einzelne Exemplare dieser Pflanze, und diese verlieren ihren Turgor während der Dürreperiode sehr leicht. Beim Wachstum auf der Wiese verlor diese Pflanze im meinen Versuchen 4—9%, auf der Steppe aber 35—40%. Diese Zahlen zeigen deutlich, in welch gefährliche Lage die Pflanze kommt, wenn sie in Existenzbedingungen übertragen wird, die ihrer Organisation nicht entsprechen. Die angeschnittene Frage ist von großem Interesse für die Ökologie, doch ging ich darauf nicht weiter ein, sondern wollte nur feststellen, mit welchen Größen man es zu tun hat und bis zu welchem Entwässerungsgrad man bei experimentellen Untersuchungen gehen muß.

Bei fortschreitender Entwässerung durchwandert die Pflanze verschiedene Stadien von Veränderungen im Verlaufe physiologischer Prozesse. In bezug auf die Kohlenstoffassimilation kann man drei Hauptstadien unterscheiden. Wenn die Entwässerung noch verhältnismäßig gering ist, so wird die Hemmung der Assimilation dadurch bedingt, daß die in feuchter Atmosphäre weit geöffneten Spaltöffnungen sich allmählich schließen, und daß dadurch der freie Zutritt der Kohlensäure verhindert wird. Treiben wir die Entwässerung weiter, und rufen wir das Verwelken der Pflanze hervor, so kann außer der Verminderung der lichtabsorbierenden Fläche die Unterdrückung der Photosynthese durch den Umstand bewirkt werden, daß innerhalb der lebenden Zelle pathologische Prozesse beginnen, welche schließlich zu einem Absterben des lebendigen Inhaltes führen; man muß jedoch annehmen, daß die Zelle nicht nur in zwei Zuständen — dem normalen und dem abgestorbenen — denkbar ist, sondern daß auch ein Zwischenzustand existiert, wenn der Organismus noch lebendig ist, die Aktivität seiner einzelnen Teile aber bedeutend herabgesetzt ist und er wie eine verdorbene und abgenutzte Maschine arbeitet. Versetzen wir jetzt die Pflanze wieder in ihren Anfangszustand und führen derselben Wasser in genügender Menge zu, so kehrt sie, falls die vorhergehende Unterdrückung schwach gewesen, leicht in den Anfangszustand zurück und wird normal funktionieren — die Reaktion wird umkehrbar sein; wurde aber die Entwässerung zu weit getrieben, so verschwindet die Umkehrbarkeit entweder vollständig oder tritt nur nach einem langen Zeitraum ein; aus meiner anderen Arbeit ist bekannt, daß bei starker Entwässerung die Spaltöffnungen entweder vollständig absterben oder aufhören normal zu funktionieren; dasselbe kann mit dem Assimilationsparenchym vorkommen.

In gegenwärtiger Abhandlung gebe ich Untersuchungen wieder, die sich auf die drei genannten Zustände der Pflanze beziehen: erstens

wurden Beobachtungen über den Einfluß des Öffnungsgrades der Spaltöffnungen auf die Assimilationsenergie der Kohlensäure angestellt, zweitens wurde der Einfluß des Welkens und drittens die Assimilationsfähigkeit der Blätter, welche man zunächst verwelken ließ und dann wieder in genügender Menge mit Wasser versorgte, so daß sie ihrem äußeren Aussehen nach sich in nichts von normalen Blättern unterschieden, untersucht.

Schon Sachs hat beobachtet, daß welke Laubblätter, deren Spaltöffnungen geschlossen sind, keine Stärke mehr zu bilden vermögen. Kreusler[1]) hat gezeigt, daß die Pflanzen in trockener Luft erheblich schwächer assimilieren als in genügend feuchter Atmosphäre, sofern der Transpirationsverlust nicht sofort wieder gedeckt werden kann. Die Untersuchungen von Déhérain und Maquenne[2]) haben gleichfalls gezeigt, wie sehr die Energie der Kohlensäureaufnahme durch Blätter mit dem Wassergehalt der Organe variiert. Sind gar die Blätter wirklich welk, so hört, wie Nagamatz[3]) beobachtet hat, die Assimilation ganz auf. Auch nach künstlicher Verklebung der Spaltöffnungen unterbleibt nach Stahls[4]) Versuchen die Stärkebildung. Die Assimilation der Moose und Flechten ist nach Jönsson[5]), Bastit[6]) und Jumelle[7]) sehr empfindlich gegen Feuchtigkeitsschwankungen.

Die Methode, mit deren Hilfe die Energie der Photosynthese bestimmt wurde, war die folgende: Die untersuchten Blätterteile wurden in flachwandige Glasgefäße eingeschlossen, wohin ein genau gemessenes, mit Wasserdämpfen gesättigtes Luftvolumen mit einem genau bekannten Kohlensäuregehalt, gewöhnlich ungefähr 6%, eingeführt wurde; die Gefäße wurden mit Quecksilber verschlossen und zerstreutem Licht ausgesetzt. Die Exposition dauerte je nach den gestellten Forderungen verschieden lang; einleitende Untersuchungen zeigten, daß die Spaltöffnungen des ausgeschnittenen und in das Gefäß eingeschlossenen Blattes allmählich ihre Öffnung verringerten, was nach Verlauf von 5—10 Min. sichtbarer wurde; deshalb betrug die Expositionsdauer in den Versuchen, welche die Prüfung des Einflusses des Öffnungs-

---

1) Kreusler, Landw. Jahrbücher XIV, 1885.
2) Déhérain et Maquenne, Compt. rend. CIII, 1886.
3) Nagamatz, Arb. Würzburg, 3, 1887.
4) Stahl, Botan. Ztg. 1894.
5) Jönsson, Compt. rend. CXIX, 1894.
6) Bastit, Rev. génér. de Botan. III, 1891.
7) Jumelle, Ebenda IV, 1892 und Compt. rend. CXII, CXIII, 1891.

grades der Stomata auf die Energie der Photosynthese bezweckte, 5—10 Min. (größtenteils 5 Min.); während dieser Zeit konnten die Blätterausschnitte 0,30—1,00 % der Kohlensäure assimilieren, wobei der Fehler bei der Bestimmung nicht 0,02—0,04 % überschritt. Wurde aber der Einfluß des Welkens untersucht, so wurden Blätter mit geschlossenen Spaltöffnungen genommen, da dieser Faktor unangenehme Änderungen zur Folge haben könnte; außerdem dauerte die Exposition gewöhnlich 1 Stunde, um vollständig gewiß zu sein, daß die Stomata geschlossen sind, und um einen energischeren Kohlensäurezerfall zu erreichen, da gewöhnlich unter diesen Bedingungen die Photosynthese natürlicherweise eine Abschwächung erlitt.

Das Öffnen der Stomata wurde mittels des modifizierten Darwinschen Porometers bestimmt, wo das Durchlässigkeitsvermögen der Spaltöffnungen mit Hilfe der Geschwindigkeit des Fallens der Wassersäule gemessen wird — je weiter die Spaltöffnungen geöffnet sind, um so schneller senkt sich die Säule, bei geschlossenen Spaltöffnungen bleibt dieselbe unbeweglich. Die Geschwindigkeit des Fallens der Wassersäule wird in Sekunden ausgedrückt, die Zahlen geben an, wieviel Sekunden die Wassersäule zum Zurücklegen einer Strecke von 5 cm braucht; je weiter also die Stomata geöffnet sind, desto kleiner werden die entsprechenden, den Grad der Öffnung angebenden Zahlen sein. Die Versuche wurden an einer begrenzten Anzahl von Arten angestellt, wobei festgestellt wurde, daß bei sämtlichen Arten auf symmetrischen Blatthälften die Stomata gleich weit geöffnet waren; aus diesem Grunde wurde von einer Hälfte die Probe für das Porometer, von der anderen für die Messung der Energie der Photosynthese entnommen.

Zunächst will ich den Einfluß des Öffnungsgrades der Stomata untersuchen. Einleitende Versuche zeigten, daß auf ein und demselben Blatte die Spaltöffnungen gleich oder verschieden weit geöffnet sein können; letzteres läßt sich in den Momenten beobachten, wenn das Schließen der Spaltöffnungen beginnt. In gleicher Weise kann auch auf einzelnen Blättern ein und desselben Exemplars der Öffnungsgrad sehr verschieden sein.

1. Versuch. Ein Blatt von Senecio doria befand sich in feuchter Atmosphäre. Die aus der Mitte und aus dem oberen Teil des Blattes entnommenen Proben zeigten, daß die Spaltöffnungen ungefähr gleich weit geöffnet waren; der Öffnungsgrad wurde durch die Werte 8″ und 9″ dargestellt, Kohlensäure wurde, auf 1 Stunde und pro 1 g Trockengewicht

bezogen, 14,3 und 14,6 cm^3, und auf 1 Stunde und pro 1 cm^2 umgerechnet 101 und 98 mm^3 assimiliert. Sowohl das Öffnen der Stomata, als auch die Energie der Photosynthese erwiesen sich als gleich groß.

Im nachfolgenden werde ich stets zwei Zahlen angeben: die eine, auf das Trockengewicht bezogen, wobei als Einheit 1 g Trockengewicht gewählt wurde, und das Quantum der zerlegten Kohlensäure in cm^3 ausgedrückt, bei 0° C und 760 Luftdruck; der zweite Zahlenwert bezieht sich auf die Fläche, wobei als Einheit 1 cm^2 angenommen wurde; die Menge der assimilierten Kohlensäure wurde im mm^3 gemessen; außerdem wurden beide Ausdrücke auf 1 Stunde umgerechnet. Ferner werde ich noch Verhältniszahlen anführen, bei denen der Maximalwert der Photosynthese gleich 100 angenommen wurde.

2. Versuch. Es wurden drei Proben vom Blatte Senecio doria längs der Mittelader — oben, in der Mitte und am Anfang — entnommen. Die Öffnung der Stomata betrug 10″—10″—12″; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 10,2—10,3—10,0, auf die Fläche = 7,9—7,9—7,9; das Verhältnis war = 100 : 100 : 100.

3. Versuch. Drei Proben vom Blatte Rumex acetosa wurden in derselben Weise, wie im vorhergehenden Versuche genommen. Die Spaltöffnungen = 18″—20″—22″; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 0,6 — 0,7 — 0,6, auf die Fläche = 69—64—69; das Verhältnis = 100 : 93 : 100.

Nunmehr untersuchen wir einige Fälle, wo die Stomata verschieden weit geöffnet waren.

4. Versuch. Oben und an der Basis eines Blattes von Senecio doria waren die Stomata geschlossen und in der Mitte desselben nur wenig geöffnet. Die Photosynthese war oben, an der Basis und in der Mitte auf Trockengewicht bezogen durch die Zahlen 7,0—7,1—9,0, auf Fläche umgerechnet durch 20—21—31 bezeichnet; das Verhältnis betrug 65 : 68 : 100; folglich erhöhte sogar ein unbedeutendes Öffnen die Photosynthese in bedeutendem Maße.

5. Versuch. Drei Proben von Rumex acetosa, mit verschieden weit geöffneten Spaltöffnungen, durch die Zahlen 20″—30″—34″ ausgedrückt; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 0,58—0,54— 0,36, auf die Fläche umgerechnet = 55—47—33; das Verhältnis war = 100 : 86 : 60.

Oben hatte ich gezeigt, daß bei zwei untersuchten Pflanzen bei gleich geöffneten Spaltöffnungen die Photosynthese mit gleicher Intensität vor sich ging, in vorliegendem Falle läßt sich feststellen, daß zugleich mit Verringerung der Öffnung auch die Fähigkeit, Kohlensäure zu assimilieren, bei den einzelnen Blatteilen abnimmt; zwischen diesen zwei Prozessen existiert ein äußerst enger Zusammenhang. Dasselbe

läßt sich bei verschiedenen Blättern einer Pflanze und bei verschiedenen Exemplaren einer Art beobachten. Die im nachfolgenden beschriebenen Versuche wurden nicht im Laboratorium und nicht an abgeschnittenen Pflanzen, sondern unmittelbar in freier Natur angestellt.

6. Versuch. Es wurden vier Blätter von Rumex acetosa, welcher auf einer Wiese wuchs, mit gleich weit geöffneten Spaltöffnungen untersucht. Das Öffnen = 5″—5″—5″—6″; Kohlensäure wurde zerlegt: auf Trockengewicht bezogen = 12,5—12,6—12,7—12,6, auf die Fläche umgerechnet = 74—76—75—75. Die Energie der Photosynthese stimmte mit dem Öffnungsgrad der Spaltöffnungen überein.

7. Versuch. Es wurden Blätter eines auf einer Wiese wachsenden Exemplars von Rumex acetosa untersucht. Das Spaltöffnen = 7″—8″—8″—8″; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 14,3—14,2—13,7—14,3, auf Flächeneinheit umgerechnet = 73—76—73—72. Die Ergebnisse sind den vorhergehenden analog.

8. Versuch. Es wurde ein an einem trockeneren Ort wachsendes Exemplar von Rumex acetosa untersucht, dessen Stomata verschieden weit geöffnet waren = 32″—69″—95″; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 20,9—16,5—12,2; auf Flächeneinheit umgerechnet = 106—73—57; das Verhältnis betrug 100—69—54. Dem verschiedenen Durchlässigkeitsvermögen der Epidermis entsprechend änderte sich auch die Assimilationsenergie der einzelnen Blätter, ein Maximum des einen und des anderen finden wir bei ersterem und ein Minimum bei dem letzteren.

9. Versuch. Ähnlich wie in dem 7. Versuche wurde ein Blatt mit fast gleich weit geöffneten Spalten geprüft = 9″—9″—12″; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 28,7—28,5—27,4, auf Flächeneinheit umgerechnet = 142—142—138.

10. Versuch. Ein an einem trockenen Abhange wachsendes Exemplar Rumex acetosa wurde am Mittag eines heißen Tages geprüft, als bereits ein Schließen der Spaltöffnungen einsetzte. Beim obersten Blatt ließ sich ein Maximum des Öffnens beobachten, weiter nimmt es nach und nach ab und verschwindet beim unteren Blatt vollständig. Der Fall, wo die Stomata geschlossen sind, ist durch das Zeichen der Unendlichkeit ∞ gekennzeichnet. Die Öffnungsweite der Spalten ist durch die Zahlen 60″—170″—270″—∞″ ausgedrückt; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen = 14,9 — 10,7 — 9,7 — 6,5, auf Flächeneinheit umgerechnet = 67—50—42—29; das Verhältnis war = 100 : 75 : 63 : 43. Wiederum ergibt sich vollständige Übereinstimmung zwischen dem Spaltöffnen und der Energie der Photosynthese.

Auf Grund der angeführten Versuche kann man erwarten, daß ein und dieselbe Art beim Wachsen an trockener Stelle viel schwächer den Kohlenstoff assimilieren wird, als es beim Wachsen an feuchten Orten der Fall wäre; im ersten Falle werden die Hautgewebe der

Pflanze viel weniger Kohlensäure aus der Luft durchlassen, da die Pflanze gezwungen werden wird, die Öffnung der Stomata zu verringern, um nicht durch Transpiration eine große Wassermenge zu verlieren, welch letztere ihr in begrenztem Maße zugeführt wird. Als Folge wird sich eine kleine Hemmung im Wachstum und in der Entwicklung der Pflanze ergeben. Ausgeführte Versuche bestätigten vollends diese Erwartungen.

11. Versuch. Es wurden je zwei Exemplare von Aster galatella und Centaurea scabiosa genommen, von denen das eine Paar auf der Wiese inmitten hohen Grases, das andere am Anfang eines Abhanges, wo sich Steppengewächs entwickelte, wuchs. Am letzteren Orte ließ sich für die Verbreitung von Centaurea scabiosa eine Grenze feststellen, Aster galatella konnte man auch an trockeneren und offenen Standorten vorfinden, d. h. diese Art zeigte gleichwie eine größere Beständigkeit gegen Dürre, und war der Unterschied im Spaltöffnen an den zwei verschiedenen Standorten der ersten Pflanze gegenüber unbedeutend. Von jedem Exemplar wurden je zwei Blätter genommen. Bei Aster galatella betrug das Öffnen auf der Wiese = 6″—7″, in der Steppe = 9″—10″; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen auf der Wiese = 18,9—18,9, in der Steppe = 16,2—16,0; auf Flächeneinheit umgerechnet auf der Wiese = 195—189, in der Steppe = 171—171. Bei der gegebenen Art war die Abschwächung der Photosynthese verhältnismäßig gering, ein schrofferer Unterschied ergab sich bei Centaurea scabiosa, bei der Spaltöffnen auf der Wiese = 4″—4″, in der Steppe = 18″—25″ war; Photosynthese auf Trockengewicht bezogen auf der Wiese = 15,9—15,4, in der Steppe = 6,1—4,7, auf Flächeneinheit umgerechnet auf der Wiese = 105—105, in der Steppe = 68—49. Im Mittel nahm die Assimilation bei der ersten Art nach erfolgter Übertragung an einen trockeneren Ort um 10 %, bei der zweiten um 44 % ab.

12. Versuch. Aster amellus wurde drei an Feuchtigkeitsgehalt voneinander verschiedenen Vegetationsstandorten entnommen: 1. einer Wiesensteppe, wo ihr Wuchs am üppigsten war; 2. einer Gräsersteppe, wo sie sich schwächer entwickelte und 3. einem offenen Abhang mit nur wenig Pflanzen bedeckt, wo einige vereinzelte Exemplare der genannten Pflanze ein verkümmertes Wachstum aufwiesen. Von jeder Pflanze wurden drei Blätter genommen. Das Spaltöffnen betrug: in der Wiesensteppe = 4½″—5½″—5″, in der Gräsersteppe = 10″—11″—19″, am Abhang = 9″—18″—25″; die Photosynthese auf Trockengewicht bezogen: im ersten Falle = 17,5—17,1—16,9, im zweiten = 8,2—7,7—5,0, im dritten = 7,9—4,8—3,9; pro Flächeneinheit: im ersten Falle = 102—102—103, im zweiten = 74—73—49, im dritten = 68—41—32. Aus diesen Zahlen läßt sich zunächst einmal eine Bestätigung des oben Ausgeführten finden, daß nämlich ein bestimmter Zusammenhang zwischen dem Grade des Spaltöffnens und der Energie der Photosynthese besteht, und zweitens sehen wir, daß zugleich mit der Abnahme des Feuchtigkeitsgehaltes des Vegetationsortes auch die Ernährung der Pflanze bedeutend abnimmt, beim Übertragen von der Wiesen- nach

der Gräsersteppe ging die Photosynthese im Mittel auf 37 % und am offenen Abhange auf 54 % zurück. Um diese Behauptung zu stützen, will ich bloß darauf hinweisen, daß die Messungen der Boden- und der Luftfeuchtigkeit, welche im Laufe des ganzen Sommers ausgeführt wurden, einen bestimmten Unterschied für die drei obengenannten Standorte erwiesen.

Aus den obenbeschriebenen Versuchen ist ersichtlich, welch wichtige Ergebnisse sich in der Natur mit Hilfe eines derartig einfachen Apparates, wie das Porometer, erzielen lassen. Seine Angaben liefern ein naturgetreues Bild der Lebenstätigkeit der Pflanze unter dem Einfluß äußerer Bedingungen; mit Hilfe dieser Versuche lassen sich sehr wichtige ökologische Fragen beantworten, man sieht klar und deutlich, in welcher Weise die ökologischen Faktoren einen dermaßen wichtigen Prozeß, wie die Ernährung der Pflanze, beeinflussen. In einer anderen Arbeit habe ich den Vergleich zwischen den Angaben des Porometers und der Transpirationsintensität durchgeführt; wobei die gleiche vollständige Übereinstimmung sich ergab. Hierbei muß aber betont werden, daß die quantitativen Angaben des Porometers von einer bestimmten Assimilationskraft nur beim Vergleich ein und derselben Art Gültigkeit haben. Prüft man aber verschiedene Arten, so kann die Assimilationsintensität, trotz gleicher Angaben des Porometers bedeutende Unterschiede aufweisen, besonders wenn Vertreter entgegengesetzter biologischer Gruppen untersucht werden. Dies ist leicht erklärlich, da die synthetisierende Kraft des Blattes nicht nur von dem Durchlässigkeitsvermögen der Epidermis, sondern auch von der inneren Bauart und von den physiologischen Eigenschaften des Mesophylls abhängt. Es können sogar bei derselben Art in Abhängigkeit von der Entwicklung der grünen Organe Unterschiede zutage treten. Es ist auch wohl kaum notwendig, über eine derartige Vergleichbarkeit für verschiedene Arten zu sprechen, denn nicht alle Pflanzenformen müssen zur Vollendung ihrer Vegetation lebendige Maße in gleichem Grade und im Laufe desselben Zeitraumes anhäufen. Es genügt der Hinweis, in welchem Maße die äußeren Bedingungen die Entwicklung der einen oder der anderen Pflanze begünstigen oder beeinträchtigen. Welche Abweichungen die Assimilationsintensität bei verhältnismäßig geringem Unterschied in der Öffnungsweite der Spalten erreichen kann, läßt sich ungefähr aus nachfolgendem Versuche einigermaßen ersehen.

13. Versuch. Es wurden gleichzeitig je zwei Blätter von drei Arten genommen, bei denen kein großer Unterschied in der Öffnungsweite bestand: bei Polygonum hydropiper = 43″—40″, bei Rumex acetosa = 38″—36″,

bei Centaurea sibirica = 35″—33″; der Kohlensäurezerfall bei der ersten Art = 36—39, bei der zweiten = 84—85, bei der dritten = 146—154. Das Verhältnis zwischen dem Öffnungsgrad der Spaltöffnungen bei den drei Pflanzen = 100 : 89 : 82, und das Verhältnis ihrer Assimilationsintensität = 100 : 225 : 400. d. h. es findet hier keine Übereinstimmung statt. Dagegen sind die Schwankungen bei einer und derselben Art sehr unbedeutend.

Nunmehr gehe ich zur Erörterung der zweiten Frage über, wie bei geschlossenen Spaltöffnungen die Assimilationsenergie von der Wasserentziehung des Blattes beeinflußt wird.

14. Versuch. Untersucht wurden zwei frische und zwei welke Blätter von Bidens tripartitus; bei den ersteren betrug die Photosynthese pro Flächeneinheit = 21—18, bei den zweiten = 10—9; der Mittelwert des Verhältnisses = 100 : 48, d. h. die Assimilation nahm um die Hälfte ab.

15. Versuch. Zwei frische und drei welke Blätter von Bidens tripartitus ergaben: Photosynthese der ersteren = 24—19, der zweiten = 12—12—11, das Verhältnis = 100 : 54.

In den drei nachfolgenden Versuchen wurden das Frischgewicht in frischem und in welkem Zustande und das Trockengewicht bestimmt, woraus der Grad der Entwässerung berechnet wurde.

16. Versuch. Vier Blätter von Centaurea scabiosa wurden in frischem, und fünf in welkem Zustande untersucht; der Wasserverlust der letzteren betrug = 16—20—30—31—37%. Photosynthese auf Flächeneinheit bezogen: bei den frischen = 47—46—43—42, bei den welken = 27—37—22—37—16, das Verhältnis = 100 : 62; dasselbe auf Trockengewicht umgerechnet: bei den ersteren = 7,8—7,5—7,4—7,1, bei den übrigen = 3,1—3,7—2,1—3,6—2,1, das Verhältnis = 100 : 40. Der Unterschied zwischen den frischen Blättern ist verhältnismäßig gering, dagegen assimilierten die verwelkten Blätter nicht nur zwei-, sondern einige drei- und sogar fast viermal schwächer.

17. Versuch. Geprüft wurden drei frische und sechs welke Blätter von Rannnculus repens; bei den verwelkten betrug der Wasserverlust = 23—24—32—36—47—47%%; Messung der Synthese pro Flächeneinheit ergab bei den ersteren = 46—46—51, bei den übrigen = 7—11—22—23—30—40, das Verhältnis = 100 : 47.

18. Versuch. Untersucht wurden zwei frische und sechs welke Blätter von Friticum sativum; bei den letzteren betrug der Wasserverlust = 14—17—25—26—30—40%: Photosynthese auf Flächeneinheit bezogen: bei den frischen = 83—86, bei den welken = 18—35—44—49—58—70, das Verhältnis = 100 : 54.

Es ist zu beachten, daß sowohl in den obenbeschriebenen, als auch in den folgenden Versuchen sich keine Proportionalität zwischen

dem Grad der Entwässerung und der Herabsetzung der photosynthetischen Tätigkeit beobachten ließ; in einigen Fällen trat bei weniger entwässerten Blättern eine stärkere Assimilationseinschränkung ein, als bei Blättern, die größeren Wasserverlust erlitten. Ganz genau so kann man keine Gesetzmäßigkeit beim Vergleich der in dem Blatt zurückgebliebenen Wassermenge pro Trockengewichtseinheit mit der Energie der Photosynthese feststellen.

Physiologische Versuche, die wir an Pflanzen anstellen, zeigen oft, daß einzelne Blätter wesentliche Unterschiede im Tempo der untersuchten Erscheinung aufweisen können: die einen können entweder stärker assimilieren, oder atmen, oder transpirieren, oder irgendeine andere Funktion ausüben wie die anderen. Hierbei können das Alter des Blattes, die Entwicklungsbedingungen, sein Zustand usw. mit ins Gewicht fallen. Um bedeutenden individuellen Schwankungen vorzubeugen, muß man mit großer Sorgfalt auf die Wahl von einheitlichem Material achten und außerdem beim Studium irgendeiner Frage durch öftere Wiederholungen Kontrolle üben.

Bei der Ausführung meiner Versuche habe ich ganz besonderes Augenmerk auf die Homogenität des Materials gerichtet. Angestellte Kontrollversuche als auch Beobachtungen über die Regulierung der Spaltöffnungen, die Atmung und die Verteilung des osmotischen Druckes zeigten, daß am meisten homogen entweder die gegenständigen oder die zwei Hälften ein und desselben Blattes sind. In den nachfolgenden Versuchen nahm ich einige Paare gegenständiger Blätter; ein Blatt aus jedem Paar blieb frisch, das andere ließ ich mehr oder weniger verwelken. Hierauf schnitt ich aus den Blättern gleich große Flächenstücke heraus und prüfte die Energie der Photosynthese. Es ist bemerkenswert, daß das Trockengewicht bei welken Blättern in allen Fällen größer war, als dasjenige bei frischen, bei gleich großer Fläche. Dieses wurde gewiß durch die Störung des Turgors bewirkt, da infolgedessen der Umfang der Zellen zusammenschrumpfte und deshalb pro Flächeneinheit eine größere Menge lebender Elemente zukam. Darum scheint es mir, daß richtigere Verhältnisse beim Vergleich pro Trockengewichtseinheit erzielt werden. In den beigefügten Tabellen gebe ich zwar beide Werte an, bin jedoch geneigt, dem letzteren den Vorzug zu geben und habe die Kolonne der Verhältnisse auf Grund desselben aufgestelt, wobei Assimilationsintensität des frischen Blattes gleich 100 angenommen wurde.

19. Versuch. Sechs Paare gegenständiger Blätter von Salvia silvestris wurden genommen, wobei das eine Blatt aus dem Paar frisch blieb, das

Tabelle 2.

Blätter-zustand	Trocken-gewicht	Wasserverlust	Assimilation CO_2 auf 1 Std.		Verhältnis
			1 cm² Fläche	1 g Trocken-gewicht	
frisch	42	0	23	3,71	1,00
welk	49	39%	3	0,3	0,09
frisch	31	0	31	5,77	1,00
welk	35	25%	3	0,57	0,10
frisch	49	0	38	5,31	1,00
welk	59	44%	7	0,76	0,14
frisch	35	0	23	4,06	1,00
welk	40	34%	7	0,91	0,22
frisch	39	0	35	5,2	1,00
welk	46	42%	11	0,16	0,31

Tabelle 3.

Blätter-zustand	Trocken-gewicht	Wasserverlust	Assimilation CO_2 auf 1 Std.		Verhältnis
			1 cm² Fläche	1 g Trocken-gewicht	
frisch	22	0	70	1,85	1,00
welk	28	43%	19	0,40	0,22
frisch	17	0	68	2,32	1,00
welk	24	44%	44	1,07	0,46
frisch	22	0	57	1,51	1,00
welk	28	38%	37	0,77	0,51
frisch	22	0	66	1,74	1,00
welk	28	35%	45	0,95	0,55
frisch	18	0	67	2,17	1,00
welk	24	37%	52	1,27	0,59
frisch	18	0	58	1,88	1,00
welk	21	33%	47	1,31	0,70

andere von 25—44 % Wasser verlor. Die Versuchsergebnisse sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Unter dem Einfluß des Welkens sank die Energie der Photosynthese bis auf 64—91 % herab, nahm also 3,5- und sogar 10mal ab. Es läßt sich nicht behaupten, daß die in diesem Falle stattgefundene Entwässerung außerordentlich stark war, in natürlichen Verhältnissen begegnet man noch größeren Werten.

Tabelle 4.

Blätter-zustand	Trocken-gewicht	Wasserverlust	Assimilation CO_2 auf 1 Std.		Verhältnis
			1 cm² Fläche	1 g Trocken-gewicht	
frisch	74	0	43	5,26	1,00
welk	77	53%	16	1,82	0,35
frisch	56	0	33	5,28	1,00
welk	59	30%	19	2,93	0,55
frisch	78	0	32	3,75	1,00
welk	82	38%	23	2,53	0,67
frisch	61	0	31	4,50	1,00
welk	73	38%	32	3,88	0,86
frisch	55	0	28	4,61	1,00
welk	56	34%	25	4,09	0,87

20. Versuch. Es wurden sechs Paar Blätter von Bidens tripartitus untersucht, wobei, wie früher, je ein Blatt frisch blieb, während das andere um 33—44 % entwässert wurde. Die Assimilationsenergie nahm hierbei um 30 % und sogar um 78 % ab. Die Resultate sind in der Tabelle 3 zusammengefaßt.

21. Versuch. Fünf Paar Blätter von Phlomis pungens wurden geprüft. Der Wasserverlust betrug bei der Mehrzahl mehr als 30 % und bei einem Blatte sogar 53 %. Die Versuchsergebnisse sind aus der Tabelle 4 ersichtlich. Diese Pflanze äußerte im Vergleich mit den zwei vorhergehenden eine größere Beständigkeit, unter dem

Einfluß des Wasserverlustes nahm die Photosynthese um 13—45 % ab, und erst bei 53 % Wasserverlust sank sie auf 65 %. Außerdem ist es bemerkenswert, wie wenig Wasser diese Art für den normalen Verlauf der Lebensprozesse bedarf; in einem frischen Blatte von Bidens tripartitus entfallen auf 100 Trockengewichtsteile 639—741 Teile Wasser und nimmt die Photosynthese bei einem Wasserverlust bis zu 400 Teilen in starkem Maße ab; für Phlomis pungens beträgt der Normalgehalt = 227—258 Teile.

Die Ergebnisse der obenbeschriebenen Versuche zeigen übereinstimmend, daß die Entwässerung die photosynthetische Tätigkeit des Blattes sehr stark beeinträchtigt. Meine einleitenden Versuche in natürlichen Verhältnissen sprechen dafür, daß die Blätter während der Dürreperioden sehr stark entwässert werden, daß zu dieser Zeit die Blätter ein anormales Leben führen und deren Ernährung bedeutend herabgesetzt wird.

Es drängt sich ferner die Frage auf, ob der schädliche Einfluß der Dürre sich nur auf die Periode der unmittelbaren Einwirkung auf die Pflanze beschränkt oder auch während der darauffolgenden Periode anhält. Wird der Pflanze nach starker Entwässerung wieder Wasser in genügender Menge zugeführt, kann dann die Assimilationstätigkeit in demselben Umfange wieder aufgenommen werden, oder sind die zugefügten Schäden derart bedeutend, daß eine Rückkehr zu den normalen Funktionen entweder vollständig unmöglich sein oder eines bedeutenden Zeitraumes bedürfen wird? Um auf diese Frage eine Antwort zu erhalten, habe ich folgende Versuche ausgeführt.

22. Versuch. Blätter von Ranunculus repens wurden abgeschnitten, und ein Teil derselben sogleich in verschlossene Gefäße gebracht, wo sie kein Wasser transpirierten und ihren normalen Turgor behielten; den anderen Teil ließ ich welk werden, wonach diese Blätter ebenfalls in ein verschlossenes Glas hineingebracht wurden, wodurch der Transpiration Einhalt geboten wurde. Nach Verlauf von 8 Stunden wurden die Schnittstellen der Blattstiele erneuert und in Wasser getaucht; die Blätter befanden sich in feuchten Kammern, wo sie ihren Turgor rasch wiedergewannen und sich in nichts von normalen Blättern unterschieden. Nach Verlauf von 17 Stunden nach erfolgter Wasserzufuhr wurden die Blätter beider Gruppen auf die Energie der Photosynthese geprüft. Die frisch gebliebenen Blätter hatten pro Flächeneinheit = 50—53—59 mm^3 Kohlensäure zerlegt, die nach dem Verwelken wiederhergestellten = 24—26—30—32—35—36—37 mm^3; das Verhältnis war = 100 : **57**. Ungeachtet der normalen Bedingungen und des in nichts abweichenden äußeren Aussehens erwies sich die Arbeitsfähigkeit der anfangs entwässerten Blätter im Mittel um 43 % kleiner.

In anderen Versuchen habe ich die bei der Entwässerung verlorene Wassermenge in Rechnung gezogen, zu welchem Zwecke das

Rohgewicht in frischem und welkem Zustande und das Trockengewicht bestimmt wurde.

23. Versuch. Abgeschnittene Blätter von Centaurea scabiosa wurden zunächst in feuchte Kammern eingeschlossen, wo sie sich vollständig mit Wasser sättigten; hierauf wurde die Bestimmung des Rohgewichtes durchgeführt. Dann ließ ich einen Teil derselben welk werden, wobei der Wasserverlust 32—32—32—43 % betrug, und behielt sie in diesem Zustande 7 Stunden lang (in verschlossenen Flaschen); hernach wurden die Blattstiele in Wasser getaucht, und die Blätter gewannen bald ihr normales Aussehen wieder. Nach Verlauf von 18 Stunden wurde die Energie der Photosynthese gemessen; normale Blätter hatten zerlegt: 92—96—99—115 mm^3 CO_2, wiederhergestellte 68—70—71—76 mm^3; das Verhältnis betrug 100:71, was eine Herabsetzung des Arbeitsvermögens um 29 % bedeutet.

24. Versuch. Der Versuch wurde an Phlomis pungens in analoger Weise mit dem vorhergehenden angestellt.

Der Wasserverlust	0	0	0	31	25	43	42	56	64 %
Die zerlegte CO_2-Menge	21	20	18	21	17	18	10	10	7 mm^3.

Aus den Zahlen ist ersichtlich, daß nur bei starker vorhergehender Entwässerung die Arbeitsfähigkeit des Blattes stark abnahm; war aber der Wasserverlust nicht besonders groß, so kehrte die Pflanze sehr rasch zu ihrem normalen Aussehen zurück. Bei den Versuchen mit der Assimilation in welkem Zustande zeigte diese Art ebenfalls eine bedeutende Beständigkeit; um eine merkbare Reaktion hervorzurufen, mußte die Entwässerung ziemlich weit getrieben werden. Diese Eigenschaft kann man durch eine besondere physiologische Anpassungsfähigkeit der Pflanze an trockene Wohnorte erklären; im Gouvernement Jekaterinoslaw gedeiht diese Art sehr gut an trockenen Abhängen.

25. Versuch. Ein gänzlich anderes Verhalten dem Welken gegenüber zeigte die Sumpfpflanze Alisma plantago. Der Wasserverlust betrug = 6—10—14 %, und doch nahm die Photosynthese, trotz der geringen Entwässerung und ungeachtet dessen, daß hernach Wasser in genügender Menge zugeführt wurde, um 24 % ab. Hierbei wurden gleichzeitig drei Serien von Blättern untersucht: 1. frischgebliebene Blätter, 2. Blätter, die zunächst verwelkten, nachher aber mit genügend Wasser versorgt wurden und ihren Turgor vollständig wiederhergestellt hatten, 3. welke Blätter. Die Photosynthese bei den frischgebliebenen betrug = 39—39—41 mm^3, bei den wiederhergestellten = 27—32—32 mm^3 und bei den welken = 29—31 mm^3, d. h. die aufgefrischten Blätter unterschieden sich in nichts von den welkgebliebenen. Folglich waren die inneren Beschädigungen von derart wesentlichem Charakter, daß die Beseitigung des die Unterdrückung verursachenden Faktors nicht mehr die normalen Funktionen ins Leben zu rufen vermochte.

26. Versuch. Ebenso empfindlich erwies sich Bidens tripartitus, welcher ebenfalls an feuchten Orten wächst, nur mußte man zur Erreichung desselben Effektes die Entwässerung weiter treiben.

Der Wasserverlust	0	0	0	0	27	32	41	60	66 %
Die zerlegte CO_2-Menge	21	20	19	19	20	17	17	13	9 mm^3.

Gleich wie in den vorhergegangenen Versuchen gewann das Blatt von Bidens tripartitus nach erfolgter Wasserzufuhr sein normales Aussehen wieder.

Hierauf wurden noch zwei Versuche durchgeführt, der eine an Alisma plantago, der andere an Bidens tripartitus, wobei der anfängliche Wasserverlust nicht gemessen wurde; das Ergebnis war dem vorhergehenden analog, die Photosynthese sank bei der ersten Pflanze um 49 %, bei der zweiten um 45 %.

Außer den Arbeiten mit abgeschnittenen Pflanzen wurden bei den Versuchen vegetierende Exemplare angewendet, die in Töpfen aufgezogen wurden; hierbei war die Menge der trockenen Erde und deren Wasserkapazität bekannt. Wasser wurde täglich bis zu 65 % der gesamten Wasserkapazität zugeführt.

27. Versuch. Ein Teil der Töpfe mit Phaseolus vulgaris wird normal begossen, der andere Teil bleibt im Laufe von zwei Tagen unbegossen, weshalb im letzteren Falle die Blätter welk wurden, ihr Wasserverlust erreichte 37 %. Eine Messung der Assimilation bei den frischen und welken Blättern ergab die Größe der Photosynthese pro Trockengewichtseinheit bezogen bei frischen Blättern = 19—22—22—28 cm^3, bei welken = 10—12—15—16 cm^3, auf Flächeneinheit umgerechnet bei frischen = 47—47—51—59 mm^3, bei welken = 33—33—35—36 mm^3; das Verhältnis betrug im ersten Falle = 100 : 56, im zweiten = 100 : 67.

28. Versuch. Ein Teil der Töpfe mit Ranunculus repens wird normal begossen, der andere Teil bleibt zwei Tage lang unbegossen, weshalb einige Exemplare verwelkten; nun wurde die erste Bestimmung vorgenommen, wobei einerseits die frischgebliebenen, andererseits die verwelkten untersucht wurden. Hierauf wurden die verwelkten Pflanzen begossen, weshalb sie bald ihr normales Aussehen wiedergewannen. Am folgenden Tage verwelkten die unbegossen gebliebenen Exemplare. Nunmehr standen drei Pflanzenarten zu meiner Verfügung: 1. normal begossene, 2. aufgefrischte, 3. verwelkte. Wiederum wurde in allen drei Fällen die Assimilationstätigkeit untersucht. Bei der ersten Bestimmung hatten die frischen Blätter folgende Mengen CO_2 pro Trockengewichtseinheit zerlegt: 6,6—6,3—8,9 cm^3, die verwelkten = 2,4—5,4—5,5 cm^3 das Verhältnis war = 100 : 61; pro Flächeneinheit ergab sich für frische = 19—27—28 mm^3, für verwelkte: 9—15—16 mm^3, das Verhältnis betrug = 100 : 54. Bei der zweiten Messung ergab sich pro Trockengewichtseinheit für frischgebliebene Blätter = 19—21—17 cm^3, für aufgefrischte = 11—13—14—12 cm^3, für welke = 7—8—9 cm^3, das Verhältnis war = 100 : 66 : 42; auf Flächeneinheit bezogen für frischgebliebene = 49—51—53 mm^3, für wiederhergestellte = 26—35—39—41 mm^3, für verwelkte = 25—27—27 mm^3, das Verhältnis betrug = 100 : 69 : 51. Wiederum sehen wir, daß das Welken die Photosynthese nicht nur zur Zeit seiner Dauer herabdrückt, sondern daß es auch sehr stark auf die weitere Arbeitstätigkeit des assimilierenden Gewebes einwirkt.

29. Versuch. Der Versuch mit den Topfkulturen von Vicia Faba wurde analog mit dem vorhergehenden durchgeführt, doch wurden hier nur die nach dem Welken wiederhergestellten Blätter untersucht. Hierbei wurden zwei Messungen vorgenommen: einerseits an Pflanzen, die vorher unmittelbar in der Steppe, in freier Luft, bei Wind und Sonnenschein eine Zeitlang gehalten wurden; die Pflanzen der anderen Gruppe wurden vor der Messung in Schatten unter gläsernen Glocken in feuchter Atmosphäre behalten. Bei der letzteren Gruppe ergaben sich große Unterschiede zwischen den normalen und den wiederaufgefrischten Blättern. Die frischgebliebenen Blätter der ersten Gruppe zerlegten folgende Mengen von CO_2 pro Flächeneinheit: 27—33—33—54—55 mm^3, die wiederhergestellten: 24—25—27—27—36 mm^3, das Verhältnis war = 100 : 70. Bei der zweiten Gruppe ergab sich auf Flächeneinheit bezogen für frischgebliebene Blätter = 113—115—122 mm^3, für aufgefrischte: 44—48—72 mm^3, das Verhältnis war = 100 : 47, d. h. betrug die Abschwächung, trotz gleicher Verhältnisse, 53 %.

Aus den angeführten Versuchen ist ersichtlich, daß ein derartig wichtiger Prozeß, wie die Kohlenstoffassimilation, wodurch die Grundlage für die weitere Ernährung geschaffen und zugleich die für sämtliche lebendigen Organismen notwendige Energie aufgespeichert wird, in sehr bedeutendem Maße von der der Pflanze zur Verfügung stehenden Wassermenge abhängt.

Eine Einschränkung der Wasserzufuhr ruft bei der Pflanze zunächst eine Verringerung des Öffnens der Spaltöffnungen hervor, was den Übergang der Kohlensäure in das Assimilationsgewebe stark verzögert; und zwar liefert diese Verzögerung sehr merkbare Resultate. In den obenbeschriebenen Versuchen bewirkte eine Verringerung des Durchlässigkeitsvermögens der Epidermis von $4^1/_2''$ bis auf 19'' eine mehr als zweifache Abnahme der Photosynthese, oder von 20''—34'' — nahm um 40 %, ferner von 32''—95'' — um 46 %; ferner sieht man, daß bei 60'' die Assimilation = 100 ist, bei geschlossenen Spaltöffnungen jedoch nur = 43. Alles das spricht dafür, daß schon ein einfaches Schließen der Spaltöffnungen genügen kann, um die Photosynthese stark herabzusetzen.

Schreitet die Entwässerung weiter fort, so geschehen innerhalb des assimilierenden Gewebes pathologische Veränderungen, welche dessen Arbeitsvermögen herabsetzen. Nach den Versuchsergebnissen zu urteilen, nimmt die photosynthetische Tätigkeit unter Einwirkung der Entwässerung um 2-, 3-, 5- und sogar 10mal ab, je nach der entzogenen Wassermenge und dem Empfindlichkeitsgrad der Pflanze. Aus Beobachtungen in der Natur ist ersichtlich, daß der in meinen Versuchen angewandte Entwässerungsgrad voll und ganz dem entspricht,

was mit den Pflanzen in Dürreperioden geschieht. Ferner weisen dieselben Beobachtungen darauf hin, daß in solch einem verwelkten oder dem Verwelken nahen Zustand die Pflanze einige Tage hintereinander verbleiben kann; folglich ist während dieser Zeit die Kohlenstoffernährung sehr stark herabgedrückt.

Wenn nach vorausgegangener Entwässerung der Pflanze wieder Wasser in genügenden Mengen zugeführt wird, so öffnen sich, falls der Wasserverlust nicht übermäßig gewesen ist, die Spaltöffnungen weit, und die Pflanze gewinnt ihr normales Aussehen wieder, sind aber die durch die Dürre hervorgerufenen Störungen zu groß, so verliert die Pflanze entweder für eine gewisse Zeitdauer oder für immer die Fähigkeit, ihre Funktionen in normaler Weise zu regulieren. In einer anderen Arbeit[1]) war es mir gelungen, zu beweisen, daß bei bedeutendem Wasserverlust entweder ein partielles Absterben der Spaltöffnungen stattfindet, oder die letzteren sich nur schwach oder überhaupt nicht zu regulieren vermögen. Als Folge davon nimmt das Durchlässigkeitsvermögen der Epidermis ab, und es tritt eine Verzögerung in dem Übergang der Kohlensäure in das assimilierende Parenchym ein. Außerdem vermag das assimilierende Parenchym selber nicht mehr in gleicher Weise zu arbeiten, es äußern sich in ihr irgendwelche Störungen, die eine Fortsetzung der Arbeit in dem früheren Umfang unmöglich machen. Die Pflanze ist krank geworden, und ernährt sich im nachfolgenden derart, als ob sie an Wassermangel litte. Die Entziehung des Wassers ist kein rein mechanischer Prozeß, sondern es werden dadurch Veränderungen in dem komplizierten Aufbau der Zelle hervorgerufen. Es werden neue Bedingungen geschaffen, die Struktur des Plasmas erleidet Veränderungen und im Zusammenhang damit auch der Gang der physiologischen Prozesse. Der Organismus vor und nach dem Verwelken ist nicht ein und derselbe, das zugeführte Wasser ist nicht von der früheren, sondern von einer neuen Organisation aufgenommen worden. Man kann natürlich nicht mit Sicherheit behaupten, daß eine endgültige Wandlung eingetreten und daß keine Rückkehr zum Alten möglich ist; es besteht höchstwahrscheinlich eine Tendenz zur Rückkehr in den normalen Zustand, jedoch ist es fraglich, ob diese Rückkehr immer möglich ist, in welchem Maße sie verläuft und wie schnell sie eintritt. In gewissen Fällen, wenn einzelne Teile beschädigt sind, wie es z. B. in meinen Versuchen mit den Spaltöffnungen der Fall gewesen ist, ist diese Erkrankung bereits unheilbar; die der Dürre

1) Iljin, W. S., Jahrb. f. wissensch. Botanik 1922.

ausgesetzten Blätter sind nicht mehr imstande, ihre Tätigkeit im früheren Umfang zu entwickeln, und es müssen nach dem Verwelken neue Ernährungsorgane geschaffen werden, andernfalls wird die Pflanze nur ein kümmerliches Dasein fristen.

Wenn wir nun in Erwägung ziehen, welch eine wichtige Rolle in der Ernährung und in der Entwicklung der Pflanze der Kohlenstoff spielt, und wie sehr seine Aufnahme durch die der Pflanze zur Verfügung stehende Wassermenge beeinflußt wird, so wird klar, in welch ungünstigen Bedingungen sich die in Steppen, an offenen Abhängen, in Wüsten und im allgemeinen in wasserarmen Gegenden wachsenden Pflanzen sich befinden, es wird die Unruhe der Landwirte beim Eintreten der Dürre, die entweder eine völlige Mißernte oder nur schwach entwickeltes, an Kohlehydraten armes Korn mit sich zu ziehen droht, verständlich; ferner wird es erklärlich, weshalb auf feuchten Wiesen, in Sümpfen, in Wäldern die Pflanzen so üppig gedeihen, und weshalb die Niederschläge so wohltuend sind, deren Ausbleiben aber so verderblich wirkt.

Jekaterinoslaw.
Landwirtschaftliche Landesversuchsstation.
1918.

W. Iljin.

Einfluß des Welkens auf die Atmung der Pflanzen.

Von **W. S. Iljin.**

Gegenwärtige Arbeit ist eine der von mir zwecks Prüfung des Einflusses von Wassermangel auf den Verlauf physiologischer Prozesse ausgeführten Untersuchungen. Ungenügende Wasserzufuhr beeinflußt die Entwicklung der Pflanze in hohem Grade: es bilden sich nicht nur unentwickelte Exemplare, sondern es ändern sich der ganze Vegetationsgang und die Form der zum Vorschein kommenden Organe. Jedoch ist dieser Zusammenhang zwischen der zugeführten Wassermenge und dem Entwicklungsverlauf von rein äußerlicher Natur, die inneren physiologischen Prozesse, die gewisse Resultate herbeiführen, bleiben indes unaufgeklärt. Die physiologischen Funktionen, welche durch Wassermangel beeinflußt werden, sind äußerst verschiedenartig, und es wird ungeheure Arbeit erforderlich sein, um diese Frage in ihrem ganzen Umfang zu erfassen.

Die von mir in einer früheren Arbeit[1]) angegebenen Beobachtungen zeigten, daß der Wasserverlust bei wachsenden Pflanzen während Trockenperioden sehr weit gehen kann; die Pflanze ist infolge der Trockenheit des Bodens und der Luft nicht imstande, den Wasserverlust durch Transpiration zu ersetzen, und es fehlt ihr dann ¼, ⅓ und sogar ½ des normalen Wassergehaltes; dies wird sofort an dem äußeren Aussehen der Pflanze kenntlich, die Blätter derselben verwelken. In diesem Zustande kann die Pflanze nicht nur stunden-, sondern sogar tagelang verbleiben; die nächtliche Kühle reicht nicht aus, um eine Rückkehr zum normalen Zustande zu ermöglichen. In Dürreperioden hat man Gelegenheit, zu beobachten, daß bei wachsenden Pflanzen die Blätter während einiger Tage, sowohl am Tage, als auch nachts, welk bleiben. Selbstverständlich kann zu dieser Zeit das Leben der Pflanze keinen normalen Verlauf nehmen.

---

1) Iljin, W. S., Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen.

Es dürfte von hohem Interesse sein, den Einfluß der Dürre auf den Fortgang der Dissimilation zu studieren. Am einfachsten und anschaulichsten tritt die Dissimilation in der Atmung, die im Ausscheiden von Kohlensäure besteht, zutage. Es können natürlich unter dem Einfluß der Dürre auch andere Prozesse derselben Ordnung, die ebenso wichtig für das Leben der Pflanze sind, entstehen, jedoch ist dieser Vorgang schon aus dem Grunde von besonderer Bedeutung, weil hierbei ein derartig wichtiges Produkt, wie Kohlenstoff, endgültig verloren geht und die von der Pflanze mit großer Mühe angesammelte Energie verschwindet; überhaupt bedeutet dieser Prozeß einen Aufwand einer äußerst wichtigen organischen Substanz.

In der Mehrzahl der Fälle wird angenommen, daß bei Entwässerung eines Pflanzenorgans die Atmungsenergie stark herabgesetzt wird, was in anschaulicher Weise durch das Beispiel mit der Steigerung der Atmungsenergie bei aufgeweichten Samen bestätigt wird; in trockenem Zustande scheiden dieselben fast gar keine Kohlensäure aus, in aufgeweichtem Zustande dagegen erreicht der Kohlensäureverbrauch beträchtliche Mengen. Über den Einfluß der äußeren Faktoren äußert sich Czapek[1]) folgendermaßen: „Für normal vegetierende Pflanzen ist das Maximum der Atmung im Zustande ungestörter Turgeszenz vorhanden". In den Versuchen von Kolkwitz[2]) produzierten Gerstenkörner von 10—11 % Wassergehalt in 24 Stunden 0,33—1,50 mg CO_2 pro Kilogramm; bei 33 % Wassergehalt scheidet die Gerste schon 200 mg CO_2 binnen 24 Stunden aus. Aus den Versuchen von Ovam[3]) an Avena geht hervor, daß 2,8 kg Körner von 9,2 % Wassergehalt in 4 Monaten sukzessive 0,12—0,07—0,08—0,10 g CO_2 abgaben und erst bei 18,6 % Wassergehalt 12,46—8,57—6,36—4,41 g CO_2 auschieden.

Bei der Entwässerung von Pflanzenorganen muß man aber zwei Momente unterscheiden, unmittelbare Wasserentziehung aus dem lebendigen Kolloid und eine solche aus dem Zellsaft. Im ersten Falle verschwindet das vom Kolloid aufgesaugte Wasser, welches einen Teil der lebendigen Substanz bildet, im zweiten Falle dagegen findet, wenigstens in den Anfangsstadien, eine Zellsaftkonzentration statt. Derselbe Effekt läßt sich nicht durch Entwässerung, sondern durch Einführung von im Zellsaft löslichen Substanzen erreichen; hier wird es sich bereits um den Einfluß hoher Konzentrationen handeln. Die Änderung des Wassergehaltes im aufquellenden und trocken werdenden Samen, wenn das

1) Czapek, F., Biochemie der Pflanzen, III. Bd., 1921.
2) Kolkwitz, Bericht. d. deutsch. botan. Gesellsch. 19, 1901.
3) Qvam, Jahresber. Ver. angew. Botan. f. 1906.

Wasser mit dem Kolloid der Zelle in Verbindung tritt oder dasselbe aus den saftigen Teilen, wo es zum größten Teil im Zellsaft konzentriert ist, wird zu vollständig verschiedenen Folgen führen. Beim Welkwerden des Parenchymgewebes müssen aus der Zelle sehr große Wassermengen verschwinden, ehe ein Austrocknen des lebendigen Kolloids eintritt. Aus diesem Grunde berechtigt die allgemein bekannte Tatsache, daß beim Trockenwerden von Samen die Atmung fast vollständig aufhört, beim Quellen aber in bedeutendem Maße zunimmt, nicht zur Behauptung, daß der Wasserverlust beim Blatt oder bei einem ähnlichen Organ ebenfalls von Anfang an die Atmungsenergie beeinträchtigt. Es gibt ferner eine ganze Reihe Erwägungen die Veranlassung zur Annahme, daß äußere, die Entwicklung des Organismus hemmende Faktoren, eine Steigerung der Dissimilationsprozesse mit sich ziehen.

Die Versuche über den Verlust der organischen Substanz beim Dissimilationsprozeß wurden auf dreierlei Methoden angestellt. In der großen Mehrzahl wurden die zu untersuchenden Objekte in abgeschlossene Räume hineingebracht, welche ununterbrochen von frischer, kohlensäurefreier Luft durchzogen wurden; die durch die Organe ausgeschiedene Kohlensäure wurde durch $Ba(OH)_2$ in Pettenkofer-Röhren absorbiert; in anderen Fällen wurde die von der Pflanze in abgeschlossenen Räumen ausgeschiedene Kohlensäuremenge mit Hilfe des Polowzewschen Apparats bestimmt; oder es wurde endlich die Substanzabnahme unmittelbar durch Wägung ermittelt.

Untersuchen wir zunächst die Frage, in welcher Weise der Wassergehalt die Atmungsenergie von Samen beeinflußt. Der erste Versuch wurde an Weizenähren (Triticum sativum hordeiforme) zu verschiedener Zeit gesät, ausgeführt. Die Samen in den jüngeren Ähren befanden sich im Stadium der frühen Milchreife und enthielten auf 100 Teile Trockengewicht 203 Teile Wasser; die reifen Samen waren vollständig fertig und enthielten nur 30 Teile Wasser. In dunkle Reagenzgläser wurden je zwei Ähren hineingebracht, mit Hilfe von Quecksilber verschlossen und im Laboratorium während 3 Stunden behalten. Es wurden Samen von neun verschiedenen Saatzeiten geprüft. Unreife Ähren atmeten äußerst energisch und die Analyse zeigte (Tabelle 1) daß sie im Laufe der 3 Stunden bis zu 15 % CO_2 ausgeschieden hatten; bei vollständig reifen betrug diese Zahl nur 0,6 %. Doch nicht alle Ähren hatten ein und dieselbe lebendige Masse, und ist die Prozentzahl der ausgeschiedenen Kohlensäure nicht für die Atmungsenergie charakteristisch; sondern man muß eine Umrechnung auf irgendeine vergleichbare Einheit vornehmen. Als diese Einheit

wurden 100 Teile Trockensubstanz gewählt. Nimmt man an, daß bei der Atmung hauptsächlich Kohlehydrate aufgewendet werden, so ist in der Tabelle um den Aufwand der organischen Bestände nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ zu bestimmen, ausgerechnet, wieviel Kohlehydrate von der Formel des Monosaccharids ($C_6H_{12}O_6$) verbraucht werden, um die sich bei der Analyse bildende Kohlensäuremenge auszuscheiden. Die letzte Kolonne zeigt, wie sich die Dissimilationsenergie mit Zunahme des Wassergehaltes steigert, wobei die Atmung der am wenigsten wasserhaltigen Ähren gleich 1 angenommen wurde. Aus diesen Zahlen ist zu ersehen, daß der Wassergehalt einen ungeheuren Einfluß auf die Atmungsenergie ausübt; trockene Samen atmeten 63 mal schwächer, als unreife; die ersteren verloren im Laufe von 24 Stunden nur 0,057 %, die letzteren dagegen 3,59 %; die Atmung steigt mit Vergrößerung des Wassergehaltes im Samen schroff an.

Tabelle 1.

Wassergehalt auf 100 Teile Trockengewicht	CO_2-Ausscheidung in %	Kohlehydratverbrauch in Grammen	Verhältnis
30	0,60	0,057	1,0
35	2,14	0,175	3,1
45	3,06	0,318	5,6
57	5,89	0,548	9,7
86	13,40	1,24	21,9
100	11,50	1,24	21,9
118	14,76	1,83	32,3
116	15,54	1,88	33,1
203	8,64	3,59	63,4

In Tabelle 2 sind die Ergebnisse der an den Samen des Weizens angestellten Versuche zusammengefaßt, wobei die Samen in mit schwarzem Papier eingeschlagenen und dem Sonnenlichte ausgesetzte Glasrohre gelegt wurden. Im ersten und zweiten Versuch betrug die Innentemperatur der Röhre 30° C, im dritten aber 35° C. Die Röhren wurden dauernd von frischer kohlensäurefreier Luft durchströmt. Die von den lebenden Zellen ausgeschiedene Kohlensäure wurde durch

Tabelle 2.

	Nr. 1 22. Juli	Nr. 2 23. Juli		Nr. 3 26. Juli	
	Milchreife	Milchreife	Wachsreife	Milchreife	Wachsreife
Gewicht von 1000 Samen	10,0	7,66	25,6	12,0	27,6
Wassergehalt auf 100 Teile Trockengewicht	123	255	86	117	64
Kohlehydratverbrauch	182	176	65	260	40
Gewichtsverlust in 24 Std.	15,6%	14,6%	4,1%	12,3%	1,1%

$Ba(OH)_2$ in Pettenkofer-Röhren absorbiert. Versuch Nr. 1 dauerte 1 Stunde, Nr. 2 und Nr. 3 je 2 Stunden. Bei der gegebenen Weizensorte betrug das Trockengewicht von 1000 vollständig reifen Körnern 276 gr. Im Versuche am 22. Juli waren die Samen etwa ein Drittel reif und enthielten 123 Teile Wasser. Der Verlust an plastischem Material erreichte bei denselben eine kolossale Größe, und zwar 15,6 % des Trockengewichtes. In dem am 23. Juli ausgeführten Versuche war eine Portion Samen fast vollkommen reif, und es entsprachen hier 100 Teilen Trockengewicht 86 Teile Wasser; bei einer anderen Portion, etwa ein Viertel reif, waren 255 Teile Wasser vorhanden. Der unvollendeten Reife und dem größeren Wassergehalt entsprechend, war die Atmungsenergie der jungen Samen mehr als dreimal intensiver als diejenige der reifen Körner. In einem dritten Versuch wurden endlich fast reife und milchreife Samen verglichen. Letztere waren aber etwas ilter als in den vorhergegangenen Beobachtungen. Der Unterschied in der Atmungsenergie zwischen den zwei Portionen war sehr beleutend, reife Körner atmeten elfmal schwächer als die unreifen.

Ich will noch einen Versuch erwähnen, wo sechs Portionen untersucht und deren Analysen zweimal nach je 3 Stunden ausgeführt wurden. Jede Portion bestand aus vier Ähren. Zwei Portionen enthielten wachseife Samen und betrug ihr Kohlehydratverbrauch in 24 Stunden = 2,7 %; wei Portionen hatten milchreife Samen, und ihr Verbrauch war = 4,6 %; ei zwei anderen Portionen fingen die Körner erst an zu schwellen, ind der Aufwand betrug 7,6 %. Parallel ausgeführte Analysen lieferten ast übereinstimmende Resultate, und die Atmungsintensität nach dem rsten und zweiten Zeitraum war gleich groß. Obgleich dieser Veruch nichts prinzipiell Neues ergab, so bestätigte er doch die Resultate ler vorhergehenden Beobachtungen — die Atmungsenergie der Samen inkt mit dem fortschreitenden Reifen.

In den oben angeführten Fällen könnte die Atmungsenergie nicht lurch den Wassergehalt des Samens, sondern durch andere Ursachen eeinflußt werden, und zwar durch die Änderung der Lebensfähigkeit, velche mit dem fortschreitenden Reifen mehr und mehr abnimmt. In iesem Falle liegt die Hauptursache nicht in der Entwässerung, sondern 1 anderen inneren Besonderheiten der uns unbekannten Plasmaeigenchaften. Es sind dies Erscheinungen ungefähr derselben Ordnung, ie die den Entwicklungsgang des ganzen Organismus und die eigenrtige Entwicklung seiner einzelnen Teile regierenden; z. B. haben inge Blätter eine größere Wachstumsenergie inne als ausgewachsene; ie Spaltung eines Teiles der Zellen dauert ununterbrochen fort, die

anderen stellen dagegen ihre Vermehrung ein und können diese oder jene spezifische Struktur annehmen usw. Ebenso ist auch die Atmungsenergie der wachsenden Zellen größer als bei ruhenden oder nicht mehr wachsenden. In bezug auf die Weizensamen könnte man annehmen, daß den in den ersten Stadien der Reife befindlichen Samen, von dem Wassergehalt völlig abgesehen, größere Lebensfähigkeit zukommt: z. B. finden bei denselben die Entwicklung des jungen Keimlinges, die Speicherung von Reservesubstanzen und die Formationsprozesse statt; je mehr sie sich aber dem Ruhezustand nähern, desto mehr erlöschen die verschiedenen Lebensäußerungen. Zu einer richtigeren Lösung der Frage gelangt man, wenn mehrere parallele, gleich reife, jedoch verschiedene Wassermengen enthaltende Samenportionen untereinander verglichen werden.

Ein solcher Versuch wurde z. B. am 28. Juli angestellt, wo sechs Portionen Weizenähren im Zustande weicher Wachsreife untersucht wurden. Jede Portion bestand aus vier Ähren. In zwei Portionen war der Wassergehalt normal, und der Kohlehydratverbrauch betrug 3,6; zwei Portionen wurden vor Beginn des Versuches ohne Wasserzutritt gehalten und verloren 12 % Wasser, der Kohlehydratverbrauch bei der einen Portion betrug 3,6, bei der anderen 3,2; die fünfte Portion verlor 34 % Wasser, und der Kohlehydratverbrauch war 2,8; die sechste Portion verlor 35 %, und der Kohlehydratverbrauch war 2,0. Auf Grund dieser Zahlen geurteilt, vermag nur die Verminderung der Wassermengen die Atmungsenergie in bedeutendem Maße herabzusetzen.

Am 4. Juli wurde ein ähnliches Experiment mit den Ähren von Triticum sativum lutescens, reine Linie, ausgeführt. Die Samen begannen erst anzuschwellen. Der Versuch wurde zweimal nach je zwei Stunden vorgenommen. Wie aus den unten angeführten Zahlen (Tabelle 3) zu ersehen ist, ruft die Entwässerung in ihren Anfangsstadien nicht nur keine Atmungsschwächung hervor, sondern steigert sogar dieselbe, und nur ein bedeutender Wasserverlust führte zu einer starken Hemmung; gegen Ende verminderte sich die Atmung um die Hälfte.

Noch ein Versuch wurde an demselben Weizen angestellt, wobei für jede Portion je 10 Ähren genommen wurden. Zwei Portionen blieben frisch, die übrigen verwelkten (s. Tabelle 4). Bei einem Wasserverlust von $^1/_3$ verringerte sich die Atmung um die Hälfte.

Die drei angeführten Versuche beweisen klar und deutlich, daß starke Entwässerung einen einschneidenden Einfluß auf die Atmungsenergie ausübt. Jedoch erleidet diese Folgerung eine Änderung, so-

bald man nicht die Ähren allein, sondern die ganze Pflanze mit zahlreichen saftigen Teilen der Prüfung unterzieht, wie es im nachfolgenden Versuche mit demselben Weizen gemacht wurde. Die Samen befanden

Tabelle 3.

Wasser-verlust	Kohlehydrat-verbrauch	Verhältnis
0	2,9	1,00
3,5%	3,6	1,24
11%	3,3	1,14
24%	2,4	0,83
32%	2,0	0,69
45%	1,4	0,48

Tabelle 4.

Wasser-verlust	Kohlehydrat-verbrauch	Verhältnis
0	8,9	100
0	8,7	98
25%	7,2	81
28%	6,1	69
32%	4,7	53
34%	4,3	48

sich nur im ersten Reifestadium; jede Portion schloß in sich je sieben Pflanzen ohne Wurzeln ein. Zwei Portionen waren frisch, vier verwelkten in verschiedenem Maße. Aus den Zahlenangaben (Tabelle 5)

Tabelle 5.

Wasser-verlust	Kohlehydrat-verbrauch	Verhältnis
0	3,0	100
0	3,0	100
13%	2,8	93
13%	2,9	96
21%	2,8	93
22%	2,8	93

Tabelle 6.

Wasser-verlust	Kohlehydrat-verbrauch	Verhältnis
0	5,0	96
0	5,4	104
12%	5,9	114
23%	5,9	114
32%	5,0	96
46%	5,6	108

geht hervor, daß ungeachtet des bedeutenden Wasserverlustes sich keine Abnahme der Atmungsenergie beobachten ließ. Ist die vorhergehende Folgerung, daß der Wasserverlust in den Ähren deren Atmungsenergie herabsetzt, richtig, woran zu zweifeln kein Grund besteht, so können die Ergebnisse des letzten Versuches nur dadurch gedeutet werden, daß die vegetativen saftigen Organe auf die Entwässerung ganz anders als die Samen reagieren. Sie verringern bei Wasserverlust entweder vollständig die Dissimilation oder steigern sogar dieselbe.

Zwecks Kontrolle der ausgesprochenen Voraussetzungen wurden Atmungsversuche an oberirdischen Teilen noch ährenfreien Weizens

angestellt. Von sechs Portionen, je 15 Exemplare, bleiben zwei frisch, die übrigen verwelken (Tabelle 6). Die Beobachtungen wurden an jeder Portion dreimal vorgenommen. Trotz des Umstandes, daß das Welken 46 % erreichte, ließ sich bei den Pflanzen nicht nur keine Atmungsabschwächung feststellen, sondern es offenbarte sich im Gegenteil eine gewisse Neigung zu deren Steigerung.

Im nachfolgenden führe ich drei Versuche an, in denen nur Blätter untersucht wurden; hierbei atmeten zwecks Ausschaltung von individuellen Schwankungen ein und dieselben Blätter zunächst in frischem, dann in welkem Zustande. Die Beobachtungen wurden zweimal vorgenommen — nach der ersten Beobachtungsreihe blieben sämtliche sechs Portionen frisch, hernach verwelkten drei von denselben in bedeutendem Grade; dann wurde die Atmungsenergie aller Blätter erneut während desselben Zeitraumes gemessen. Also atmet die eine Hälfte bei der zweiten Beobachtungsreihe in frischem, die andere in welkem Zustande. In Anbetracht dessen, daß zur ersten Taghälfte die Temperatur im Laboratorium überhaupt höher als zur zweiten war, war auch die Ausscheidung der Kohlensäure am Anfang bedeutender als nachher. Bemerkenswert ist der Umstand (Tabelle 7), daß bei frisch gebliebenen Blättern bei Wiederholung der Beobachtung die Atmung in stärkerem Grade abnahm, als es bei welk gewesenen Blättern der Fall gewesen. Besonders deutlich ist das im zweiten und dritten Versuche zum Ausdruck gelangt. Folglich verursacht der Wasserverlust nicht nur keine Dissimilationsabschwächung, sondern ruft im Gegenteil deren Steigerung hervor. Noch eine Einzelheit ist bemerkenswert: im zweiten und dritten Versuche atmeten die ersten drei Blätterportionen, die im nachfolgenden nicht verwelkten, nach Verlauf des ersten Zeitraumes ebenso energisch, wie die drei anderen, die nachher entwässert

Tabelle 7.

1. Beobachtung		2. Beobachtung		Verhältnis
Blätterzustand	Kohlehydratverbrauch	Blätterzustand	Kohlehydratverbrauch	
frisch	16,1	frisch	14,1	100 : 87
„	14,2	„	12,2	100 : 86
„	13,7	„	12,2	100 : 90
frisch	17,7	welk	14,7	100 : 83
„	14,7	„	12,4	100 : 85
„	13,3	„	13,0	100 : 97
frisch	14,9	frisch	11,2	100 : 75
„	16,1	„	12,2	100 : 76
„	14,7	„	12,0	100 : 82
frisch	17,7	welk	14,2	100 : 71
„	13,2	„	12,2	100 : 92
„	15,7	„	14,3	100 : 94
frisch	25,2	frisch	19,4	100 : 77
„	22,6	„	18,7	100 : 82
„	23,4	„	19,9	100 : 85
frisch	25,4	welk	23,4	100 : 92
„	23,4	„	21,1	100 : 90
„	22,1	„	21,2	100 : 96

werden sollten. Während des zweiten Versuchszeitraumes tritt zwischen den einen und den anderen bereits ein wesentlicher Unterschied zutage, die drei verwelkten ergeben in Summe einen größeren Betrag als die drei frisch gebliebenen.

Außer dem Weizen wurden auch andere Pflanzen untersucht. Um nach Möglichkeit den Einfluß individueller Schwankungen auszugleichen, wurde, so gut es ging, gleichartiges Material gewählt und jede Portion aus einer großen Blätterzahl zusammengestellt. In der Mehrzahl wurden die Pflanzen in drei Gruppen geteilt, von denen jede aus zwei Portionen „a" und „b" bestand. Bei Pflanzen mit gegenständigen Blättern wurde ein Blatt des Paares in die Portion „a", das andere in „b" einverleibt. Wechselständige und genügend kräftige Blätter wurden längs der mittleren Ader zerschnitten und ging eine Hälfte in die Portion „a", die andere in „b". Die Portion „a" blieb frisch; „b" verwelkte. Auf diese Weise ließ sich das gleichförmigste Material erzielen, welches den geringsten Fehlerprozent lieferte. Nur an einigen Pflanzen, welche zu kleine wechselständige Blätter hatten, konnte diese Methode nicht angewandt werden. Schließlich wurde in einigen Versuchen Gebrauch von einer Methode gemacht, die derjenigen bei den Weizenblättern angewandten ähnlich war; die Blätter wurden in sechs Portionen unterteilt, in der ersten Versuchshälfte atmeten alle in frischem Zustande, hierauf verwelkten drei von ihnen und schließlich wurde die Atmungsenergie sämtlicher Blätter untersucht. In letzterem Falle atmete ein und dasselbe Objekt sowohl in frischem, als auch in verwelktem Zustande.

Um sich zu vergegenwärtigen, in welchem Maße der Fehlerprozent bei sorgfältigerer Materialauswahl abnimmt, will ich zunächst auf die Kontrollversuche, in denen gegenständige Blätter, die Hälften eines und desselben Blattes und Blätter verschiedener Ordnung untereinander verglichen wurden, eingehen. Im Versuche mit den gegenständigen Blättern von Salvia silvestris erhielt ich folgende Verhältnisreihe für einzelne Paare: 1,00 : 1,07; 1,00 : 1,02; 1,00 : 1,02; d. h. betrug in diesen Versuchen der prozentuale Fehler 2 und 7 %. Beim Vergleiche von Blättern verschiedener Paare, wobei die Atmungsenergie der schwächer atmenden Blätterportion gleich 1,00 angenommen wurde, begegnen wir bedeutenderen Differenzen: 1,00—1,07—1,17—1,17—1,19—1,19; d. h. der Fehler erreicht 19 %.

Im Versuche mit Bidens tripartitus erhalten wir für einzelne Paare 1,00 : 1,07; 1,00 : 1,03; 1,00 : 1,03; und für verschiedene Portionen 1,00; 1,05; 1,05; 1,07; 1,09; 1,09. Ferner folgen Versuche

mit verschiedenen Blatthälften; für Geranium collinum ergab sich folgende Verhältnisreihe zwischen den verschiedene Hälften eines und desselben Blattes enthaltenden Portionen: 1,00:1,02; 1,00:1,03; 1,00:1,05, d. h. der Fehler betrug 2,3 und 5%. Die Portionen verschiedener Blätter ein und derselben Pflanze ergaben bereits größere Differenzen: 1,00:1,02:1,05:1,08:1,08:1,14; hier erreichte der Fehler bis 14%. Noch schroffere Unterschiede finden wir bei Centaurea scabiosa, bei welcher die Blätter überhaupt einen ziemlich wesentlichen Unterschied aufweisen; die Gegensätze zwischen den einzelnen Blatthälften sind gering: 1,00:1,01; 1,00:1,02; 1,00:1,06; während der Unterschied bei verschiedenen Blattportionen sehr groß ist: 1,00:1,06; 1,30:1,32:1,40: 1,43, d. h. der Fehler geht bis zu 43%, was natürlich in dem Umstand eine Erklärung findet, daß das Material nicht gleichförmig war.

Es muß beachtet werden, daß sowohl in den eben beschriebenen, als auch in sämtlichen nachfolgenden Versuchen als Einheit 100 g Trockengewicht und 24 Stunden gewählt wurden; die sich ergebende Zahl zeigte, welches Quantum von Kohlehydraten ($C_6H_{12}O_6$) die Pflanze binnen 24 Stunden pro 100 g Trockengewicht verbrauchte; diese Zahl charakterisiert den Verlust in 24 Stunden in Prozent. Und aus diesen Zahlen wurden bereits die Verhältnisse ausgerechnet. Die den absoluten Gewichtsverlust angebenden Zahlen sind gewiß von großem Interesse und ich werde dieselben am Ende für jede Pflanze aufstellen; im zunächstfolgenden werde ich aber der Kürze und Anschaulichkeit halber von den Verhältniszahlen Gebrauch machen.

Zum Studium des Einflusses der Entwässerung auf die Atmungsenergie der Blätter wurde eine große Anzahl von Arten untersucht. Auf Grund der Versuchsergebnisse lassen sich die Pflanzen in zwei Gruppen einteilen, bei den einen steigert sich mit fortschreitendem Wasserverlust die Dissimilation; bei den anderen aber tritt keine derartige Steigerung zutage, sondern läßt sich im Gegenteil eine Tendenz zur Abschwächung feststellen. Den ersteren Typus findet man öfters unter Bewohnern von feuchten Ortschaften, den zweiten unter den Xerophyten. Zur Erlangung von endgültigen Schlüssen in dieser Richtung sind jedoch speziell angestellte und eingehend ausgeführte Versuche erforderlich.

Nunmehr gehe ich zur Prüfung der Versuchsergebnisse über. An Ranunculus repens wurden zwei Versuche angestellt, in einem Falle wurden die Blätter von strömender Luft umspült, in dem anderen auf die Dauer von 4 Stunden in einen abgeschlossenen Raum hineingebracht; in beiden Fällen lieferten sowohl die absoluten, als auch die

relativen Zahlengrößen ein und denselben Wert. In jedem einzelnen Versuche blieben zwei Blätterportionen frisch und verwelkten vier in verschiedenem Maße. Die mittlere Atmungsenergie frischer Blätter wurde als Einheit gewählt. In strömender Luft betrug die Atmung der frischen Blätter 0,97 und 1,03, die Atmung derjenigen, die 29 % Wasser verloren hatten = 1,65, bei 31 % Wasserverlust = 1,74, bei 37 % = 1,74, bei 41 % = 1,78, d. h. nahm die Dissimilation bei bedeutendem Wasserverlust nicht nur keinen geringeren Wert an, sondern stieg gewaltig an und erreichte 78 %. In den in abgeschlossenen Räumen ausgeführten Versuchen haben wir bei frischen Blättern 0,98 und 1,02, bei 7 % Wasserverlust = 1,07, bei 22 % = 1,27, bei 28 % = 1,45 und bei 34 % = 1,66, d. h. wiederum eine schroffe Zunahme bis zu 68 %, verursacht durch das Welken. Es ist zu beachten, daß die Blätter hierbei ihren Turgor vollständig einbüßen und dem äußeren Aussehen nach eher Lappen, als lebendigen Objekten ähnlich sind.

Eine gleiche Atmungsstimulation bei Entwässerung offenbaren die Blätter von Bidens tripartitus. Hierbei wurde von der Methode der gegenständigen Blätter Gebrauch gemacht; die Pflanzen wurden in Gruppen gesondert; eine jede der letzteren umfaßte einige Exemplare; es wurden nur frische und gesunde Blätter angewandt, das eine Blatt aus dem Paar wurde der Portion „a“, das andere der Portion „b“ einverleibt, wobei die letzteren dem Welken ausgesetzt wurden. Aus dem Kontrollversuche hatten wir gesehen, daß der Unterschied zwischen den gegenständigen 3 und 7 % betrug, in gegenwärtigem Versuche aber ergaben sich folgende Verhältnisse: bei 19 % Wasserverlust = 100:1,53, bei 34 % = 1,00:1,46 und bei 43 % = 1,00:1,34, folglich nahm die Dissimilation von $^1/_3$ auf ½ zu.

Im Versuche mit Rumex confertus wurde die Methode der Hälften angewandt, und war das Resultat dem vorhergehenden ähnlich. Bei 26 % Wasserverlust = 1,00:1,37, bei 43 % = 1,00:1,30 und endlich bei 65 % = 1,00:1,36. In diesem Falle erreichte die Entwässerung eine gewaltige Größe, es blieb nur $^1/_3$ des Wassergehaltes zurück, und doch blieb dessenungeachtet die Atmungsenergie bedeutend über der normalen.

Ferner folgt ein Versuch mit Trifolium pratense, der nach derselben Methode ausgeführt wurde. Bei geringem Wasserverlust von 26 % nahm die Atmungsenergie fast gar nicht zu, und das Verhältnis war = 1,00:1,06; bei 34 % = 1,00:1,26, also ebenfalls eine Steigerung; auch bei 42 % Verlust haben wir 1,00:1,30.

Der Versuch mit Cirsium canum nach der Methode der Hälften wurde zweimal wiederholt, einmal verursachte der geringe Wasserverlust von 21 % keine Steigerung, und das Verhältnis betrug 1,00:1,06; mit der Entwässerungszunahme steigert sich auch die Dissimilation, so haben wir bei 36 % Wasserverlust = 1,00:1,39 und bei 52 % = 1,00:1,49.

Eine nicht so bedeutende, doch immerhin deutlich ausgeprägte Verstärkung lieferte Geranium collinum: bei 23 % Wasserverlust haben wir = 1,00:1,22, bei 32 % = 1,00:1,23 und bei 61 % = 1,00:1,16.

Mentha arvensis zeigte sich gleich wie eine Ausnahme, jedoch kann das daher kommen, daß die Entwässerung derselben verhältnismäßig gering war, und zwar 23 %, 25 % und 33 %, dementsprechend ergab sich = 1,00:1,04; 1,00:1,07 und 1,00:1,08.

Anders verhalten sich die an trockenen Stellen wachsenden Pflanzen, hier findet keine Dissimilation statt und läßt sich sogar zeitweise eine Hemmung beim Welken beobachten, was bei der obenbeschriebenen Gruppe sich nicht feststellen ließ.

An Centaurea scabiosa wurden zwei Versuche angestellt; in dem einen wurden ganze Blätter, in sechs Portionen eingeteilt, untersucht; zwei von ihnen blieben frisch, den vier übrigen wurde Wasser in folgenden Mengen entzogen: 39 %, 41 %, 47 %, 50 %. Wird als Einheit das Mittel aus der Atmungsenergie zweier frischer Portionen gewählt, so ergibt sich folgende Verhältnisreihe: 0,85; 1,15; 0,96; 1,00; 1,11; 1,09, d. h. die Entwässerung rief keinerlei Effekt hervor. In einem anderen Falle wurden alle Blätter in drei Gruppen eingeteilt und jedes Blatt entzwei geschnitten; die eine Hälfte wird in die Portion „a" eingereiht und bleibt frisch, die andere in die Portion „b" und verwelkt; der Wasserverlust beträgt in der I. Gruppe 29 %, in der II. 41 % und in der III. 52 %; das Verhältnis zwischen der Atmungsenergie von „a" und „b" ist: in Gruppe I = 1,00:0,98, in II = 1,00:0,84 und in III = 1,00:0,85, d. h. es ließ sich überall eine Tendenz zur Schwächung beobachten.

Ein analoges Bild bietet Salvia silvestris, welche in den Steppen Südrußlands gut gedeiht. Nachdem die Pflanzen in drei Gruppen verteilt waren, wurde aus jeder Gruppe je ein gegenständiges Blatt in die Portion „a", das andere in die Portion „b" eingereiht; diese letzteren werden welk. Der Wasserverlust in der I. Gruppe = 29 %, in der II. = 35 % und in der III. = 46 %; das Verhältnis zwischen der Atmungsenergie von „a" und „b" in Gruppe I = 1,00:0,94, in II = 1,00:1,07 und in

III = 1,00:0,86; es ist weder eine scharf ausgeprägte Steigerung, noch eine Abschwächung vorhanden.

Dasselbe ersehen wir aus den Versuchen an Statice Gmelini, welche an trockenen Steppenabhängen wächst. Hier wurde die Methode der Hälften angewandt; der Wasserverlust in Gruppe I = 45% das Verhältnis war 1,00:0,89; in II = 48% bzw. 1,00:1,09; in III = 24% bzw. 1,00:1,00; in IV = 37% bzw. 1,00:1,06; in V = 49% bzw. 1,00:0,87.

Dasselbe ergab sich aus den Versuchen an Phlomis pungens, wobei die Methode der Hälften Anwendung fand. Der Wasserverlust betrug 37%, das Verhältnis war = 1,00:1,03; bei 29% entsprechend 100:1,11; bei 23% = 1,00:1,13.

Im vorhergehenden äußerte ich die Annahme, daß es gleichwie zwei Pflanzengruppen gibt, von denen die einen bei Wasserverlust eine Neigung zur Dissimilationsbeschleunigung offenbaren, die anderen dagegen diesen Effekt nicht hervorrufen. Zu den ersteren gehören die Bewohner feuchter Standorte, zu den zweiten die Xerophyten. Diese Annahme ist jedoch von hypothetischem Charakter und bedarf unbedingt einer eingehenden Behandlung. Betrachtet man nun die erste Pflanzengruppe, so kann man annehmen, daß bei Entwässerung die Pflanze verschiedene Stadien durchläuft; anfangs wird die Dissimilation gesteigert und erreicht allmählich ein Maximum, bei einem allzu großen Wasserverlust nimmt dieselbe ab und kommt unter den normalen Betrag. Es ist möglich, daß ein ähnlicher Reaktionsverlauf auch bei den Xerophyten nachgewiesen werden kann, nur müßte bei ihnen das Maximum niedriger liegen. Beachtenswert ist, daß der Wassergehalt bei denselben pro Einheit des Trockengewichtes in der Mehrzahl der Fälle unvergleichlich geringer ist als bei den Mesophyten, was von wesentlichem Einfluß auf den Gang des uns interessierenden Prozesses sein kann.

Bemerkenswert ist ein anderer Unterschied zwischen den Xerophyten und Mesophyten. Auf Grund ausgeführter Beobachtungen kommt man zur Annahme, daß der Aufwand der organischen Substanz bei letzteren in einem schnelleren Tempo vor sich geht. In dieser Richtung wurden ebenfalls zwei Versuche angestellt, doch war es infolge Mangel an Zubehör nicht möglich, gleichzeitig eine große Anzahl von Arten zu untersuchen. In einem Versuche wurden drei Steppen- und drei Wiesenpflanzen, in einem zweiten zwei Steppen- und drei Wiesenpflanzen geprüft. Mit jeder einzelnen Pflanzengruppe wurde der Versuch dreimal wiederholt, wobei jedes Mal neue Blätterportionen an-

gewandt wurden. Die Zahlenergebnisse ein und derselben Messung lassen sich vergleichen, wenn die äußeren Bedingungen, hauptsächlich die Temperatur, unverändert bleiben. Die Resultate sind in Tabelle 8 zusammengestellt. Aus den Zahlen ist zu ersehen, daß den Steppenarten eine geringere Atmungsenergie zukommt als den Wiesenarten; ein dreimal mit frischem Material wiederholter Versuch ergab keine Abweichung. Im allgemeinen verschwindet bei an feuchten Standorten wachsenden Pflanzen zwei- oder dreimal mehr organische Substanz als bei Bewohnern von trockenen Standorten. Diese Tatsache kann durch die spezielle Struktur der lebendigen Zellsubstanz erklärt und als Anpassungsfähigkeit an die Existenzbedingungen beurteilt werden. Ein geringer Verbrauch der organischen Substanz und insbesondere des Kohlenstoffes muß in dem Falle vorteilhaft sein, wo dessen Bildung mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist. Andererseits können hier nicht eine spezielle Plasmastruktur, sondern rein mechanische Beziehungen zwischen lebenden und toten Elementen von Einfluß sein.

Tabelle 8.

	Kohlehydratverbrauch				Verhältnis
	1. Versuch	2. Versuch	3. Versuch	Mittel	
Centaurea scabiosa	2,6	3,0	7,1	4,2	100
Statice gmelini	2,2	3,6	7.6	4,4	105
Artemisia austriaca	3,1	4,1	6,5	4,6	110
Ranunculus repens	4,2	4,7	9,2	5,9	141
Geranium collinum	5,0	4,9	8,5	6,5	155
Bidens tripartitus	4,1	5,9	10,9	7,0	167
Salsola kali	3,3	3,4	4,4	3,8	100
Phlomis pungens	3,9	3,6	8,1	5,2	137
Mentha arvensis	—	7,2	12,3	9,8	258
Bidens cernuus	5,9	8,0	11,5	8,5	224
Trifolium pratense	7,7	7,2	17,1	10,7	282

In den Versuchen ist der Vergleich pro Trockengewichtseinheit durchgeführt, obgleich es bekannt ist, daß die Xerophyten mehr tote Teile besitzen, daß bei ihnen das Sklerenchym- und das Leitungsgewebe stärker entwickelt ist, die Haut dicker ist usw. Den dritten äußerst wichtigen Faktor der herabgesetzten Kohlensäureausscheidung bildet endlich der erschwerte Gaswechsel, bei den Xerophyten ist die Ober-

flächenschicht stärker, die Gewebe sind kräftiger, die Oberfläche verhältnismäßig geringer, die Interzellulare weniger entwickelt usw. Es ist möglich, daß hier alle drei Faktoren zugleich einwirken, doch weisen meine Versuche eine verringerte Dissimilation bei an trockenen Stellen wachsenden Pflanzen nach; dies ist ein physiologisches Merkmal, welches sowohl in rein wissenschaftlichen Untersuchungen, als auch in landwirtschaftlicher Praxis eine wichtige Rolle spielen kann, es kann bei der Auswahl der einzelnen Arten für die Kultur in gewissen Gebieten und bestimmten Standorten von Nutzen sein.

Bei einem zu großen Skeptizismus könnte man sagen, daß die oben festgestellte Atmungsenergiesteigerung durch rein zufällige mit individuellen Ablenkungen zusammenhängende Schwankungen bewirkt würde. Vielleicht war der prozentuale Fehler so groß, daß die Abweichung innerhalb der Fehlergrenzen blieb, und daß alle Zahlen rein zufällige Werte darstellten. Doch war bei den Kontrollversuchen der Fehler niemals größer als 10 % und als Maximum lasse ich 15 % zu; die Atmung erfuhr indessen eine Steigerung von 40—60 und sogar über 70 %.

Um jeden Verdacht fernzuhalten, will ich noch vier Versuche beschreiben, zwei mit Rumex confertus, einen mit Ranunculus repens und einen mit Centaurea jacea. In diesen Versuchen wurden, ebenso wie in den drei vorhergehenden mit dem Weizen, ein und dieselben Blätter sowohl in frischem, als auch in welkem Zustande untersucht. Die Dauer des Versuches war in beiden Fällen dieselbe. Für jede Portion wurden Blätter abgeschnitten, die Blattstiele durch ein Loch im Stopfen in Wasser eingetaucht, die Blätter in dunkle sorgfältig abgeschlossene Kammern hineingebracht, wohin von einer Seite kohlensäurefreie Luft hineinströmte und vom anderen Ende abgesaugt und durch eine titrierte $Ba(OH)_2$-Lösung zwecks Absorption der bei der Atmung ausgeschiedenen CO_2 geleitet wurde. Nach Verlauf von einem gewissen Zeitraum (5—8 Stunden) wurde der Versuch unterbrochen, drei Portionen wurden in frischem Zustande behalten, und den drei anderen wurde die Wasserzufuhr abgeschnitten, wodurch die Blätter stark welk wurden; der Wasserverlust in der vierten Portion war hierbei verhältnismäßig gering, bedeutender war er in der fünften, und noch größer in der sechsten. Hierauf wurden sowohl die frischen, als auch die welken Blätter wiederum in Dunkelkammern eingeschlossen und die Atmungsenergie im Laufe derselben Zeit gemessen.

Im ersten Versuche atmeten, wie es aus Tabelle 9 ersichtlich ist, die frisch gebliebenen Blätter sowohl während der ersten, als auch

während der zweiten Versuchshälfte mit gleicher Energie. Dieser Umstand spricht dafür, daß die äußeren Bedingungen unverändert geblieben waren. Bei sämtlichen Portionen der zweiten Gruppe, welche verwelkten, stieg die Dissimilation bis auf 25—47 % an. Im zweiten Versuche erlitt bei einer von den frisch gebliebenen Portionen die Atmung während der zweiten Versuchshälfte eine gewisse Abschwächung, die zweite und dritte Portion blieben fast unverändert; bei den welk

Tabelle 9.

	1. Beobachtung		2. Beobachtung		Verhältnis
	Blätterzustand	Kohlehydratverbrauch	Blätterzustand	Kohlehydratverbrauch	
Rumex confertus	frisch	6,0	frisch	6,0	100 : 100
	„	6,0	„	6,0	100 : 100
	frisch	5,8	welk	7,2	100 : 124
	„	8,0	„	10,8	100 : 135
	„	6,4	„	9,4	100 : 147
Rumex confertus	frisch	12,1	frisch	10,7	100 : 88
	„	8,8	„	8,6	100 : 98
	„	12,8	„	12,8	100 : 100
	frisch	13,4	welk	18,8	100 : 140
	„	10,7	„	15,4	100 : 144
	„	12,2	„	20,1	100 : 165
Ranunculus repens . . .	frisch	6,6	frisch	7,4	100 : 112
	„	6,6	„	7,4	100 : 112
	„	7,0	„	8,0	100 : 114
	frisch	8,2	welk	9,2	100 : 112
	„	6,6	„	8,0	100 : 121
	„	8,6	„	11,2	100 : 134
Centaurea scabiosa . . .	frisch	10,2	frisch	7,6	100 : 75
	„	7,2	„	6,2	100 : 86
	„	5,8	„	6,0	100 : 103
	frisch	10,0	welk	10,2	100 : 102
	„	9,2	„	11,2	100 : 122
	„	8,6	„	12,1	100 : 141

gewesenen Blättern trat ein plötzlicher Sprung aufwärts ein, die Zunahme betrug 40—64 %. Folglich besteht für gegebene Pflanze gar

kein Zweifel mehr, daß Wasserverlust zur Beschleunigung der Zerfallprozesse führt. Dasselbe ist bei zwei anderen Pflanzen der Fall. Bei Ranunculus repens war die Atmungsenergie das zweite Mal überhaupt höher als das erste Mal, bei den zwei welk gewesenen Portionen aber war die Steigerung bedeutender als bei den frisch gebliebenen, d. h. außer den übrigen Faktoren (die Temperatur) kam der Wasserverlust zur Geltung. Die nicht welk gewesenen Blätter des Centaurea jacea bekundeten in der Mehrzahl der Fälle in der zweiten Versuchshälfte eine Tendenz zur Abschwächung, die welk gewesenen äußerten dagegen eine Steigerung, insbesondere die fünfte und sechste Portion.

Die oben beschriebenen Versuche bestätigen aufs neue, daß die Entwässerung von wasserreichen Organen die Atmungsenergie derselben in bedeutendem Maße steigern kann. Einen indirekten Beweis dafür finden wir in den Versuchen über den Einfluß konzentrierter Lösungen auf die Atmung. Maige und Nicolas[1]) konnten zeigen, daß die Keimlingsatmung durch osmotischen Einfluß innerhalb gewisser Grenzen gesteigert werden kann; höhere osmotische Wirkung setzt aber die Atmung herab. Auch die Atmung von Seeigeleiern fand Warburg[2]) durch osmotische Reize sehr erhöht.

Alle oben angeführten Versuche sprechen überzeugend genug davon, welch zerstörenden Einfluß die Dürre auf das Leben der Pflanze ausübt. In einer anderen von meinen Arbeiten hatte ich die durch die Dürre hervorgerufene starke Hemmung der Kohlenstoffassimilation nachgewiesen, hier aber sehen wir, daß sie ebenfalls seine Dissimilation stimuliert; überhaupt wirkt die Dürre sehr schädlich auf die Kohlenstoffernährung ein. Will man eine klare Vorstellung über die Lebensbedingungen der Pflanzen in Steppen, Halbwüsten und Wüsten, d. h. in Gegenden, wo Wassermangel eine große Rolle spielt, gewinnen, so muß den Dissimilationsprozessen äußerste Aufmerksamkeit zugewandt werden, denn gerade diese können ein tragisches Ende der Pflanze herbeiführen und derartige Bedingungen schaffen, daß in der Pflanze nicht nur keine Bildung von organischen Substanzen, sondern sogar ein lebhafter Verbrauch derselben stattfindet. Um den Ernst der Sachlage in dieser Beziehung zu beweisen, habe ich in Tabelle 10 die Zahlen aus den ausgeführten Versuchen zusammengestellt, welche zeigen, wieviel organische Substanz von der Pflanze beim Dissimilationsprozeß

1) Maige, A. u. Nicolas, G., Compt. rend. 147, 1908. — Rev. gén. Bot. 22, 1910. — Ann. Scienc. Nat. 12, 1910. — Bull. Soc. hist. nat. Afrique Nord 1, 1910.

2) Warburg, O., Zeitschr. physiol. Chemie 57, 1908; 60, 1909.

im Laufe von 24 Stunden verloren werden kann. Es wurde der Verlust der Kohlehydrate der Monosaccharidenformel berechnet, wobei die

Tabelle 10.

	Kohlehydratverbrauch in 24 Std. pro 100 Teile Trockengewicht	
	Frische Pflanzen	Welke Pflanzen
Triticum sativum-Körner	1,1—2,2—2,4—2,4—2,6—4,1—4,1—4,7—5,0—6,4—6,7—7,8—9,2—12,3—14,6—15,6—15,8—16,1—21,2—**23,2**	
„ „ Ähren	2,8—2,9—2,9—2,9—2,9—3,0—3,0—3,1—3,2—3,3—3,9—4,1—5,6—6,3—6,5—8,7—8,9—9,8—10,2—10,9—**11,6**	1,1—1,4—1,4—1,8—2,0—2,1—2,1—2,1—2,4—2,4—2,6—2,6—2,7—2,7—2,8—2,8—2,8—2,8—2,9—2,9—3,0—3,2—3,6—3,6—4,3—4,7—6,1—**7,2**
„ „ Stengel u. Blätter	2,6—2,6—2,8—2,8—4,0—4,1—4,3—4,4—4,9—5,1—5,4—5,7—**5,7**	3,8—4,4—4,6—4,7—5,3—5,6—5,6—5,6—5,8—6,0—**6,1**
Salsola kali	2,7—2,8—2,9—3,3—3,4—4,0—4,4—**4,7**	3,1—3,4—3,4—3,7—3,7—4,2—**4,4**
Artemisia austriaca	3,1—3,2—3,4—4,0—4,1—4,2—4,4—**6,5**	3,0—3,0—3,0—3,1—3,8—4,0—**4,3**
Phlomis pungens	3,4—3,6—3,9—3,9—4,0—**8,1**	3,9—4,1—**4,3**
Statice gmelini	2,2—3,6—7,6—7,7—7,7—8,6—8,7—**9,6**	7,4—7,7—7,7—8,1—**10,4**
Centaurea scabiosa	2,3—2,6—2,9—3,0—3,1—3,1—3,8—3,8—4,1—4,2—4,9—6,1—6,2—**7,1**	2,4—2,6—2,7—3,0—4,8—5,2—**5,2**
Salvia silvestris	3,6—3,8—4,2—4,2—4,3—4,3—7,8—8,2—**9,9**	6,7—8,8—**9,3**
Cirsium canum	2,2—2,3—2,4—3,1—3,6—**3,7**	2,7—2,8—2,9—3,8—4,3—**5,5**
Mentha arvensis	4,4—4,4—4,6—7,2—**12,3**	4,7—4,8—**4,8**
Trifolium pratense	4,0—4,6—4,7—7,2—7,7—**17,1**	5,0—5,2—**5,8**
Geranium collinum	4,6—4,9—4,9—5,0—5,0—8,5—17,0—17,8—**18,3**	5,6—5,8—6,0—17,4—18,3—**19,3**
Rumex confertus	4,7—5,3—5,7—6,0—6,0—6,0—5,8—6,0—6,4—8,0—8,6—8,8—10,7—10,7—12,1—12,2—12,8—12,8—**13,4**	6,1—7,2—7,2—7,8—9,4—10,8—15,4—18,8—**20,1**
Ranunculus repens	4,2—4,7—5,2—5,5—7,4—7,7—**9,2**	8,1—8,9—9,3—9,3—9,5—9,6—11,0—**12,4**
Bidens tripartitus	4,1—5,6—5,9—5,9—5,9—8,4—9,4—10,6—**10,9**	6,0—6,1—6,1—12,8—13,7—**14,2**
Bidens cernuus	5,9—8,0—**11,5**	

Zahlen angeben, wieviel von denselben pro 100 Teile Trockengewicht verloren gehen würden, falls die Pflanzenorgane mit experimentell be-

stimmter Intensität 24 Stunden lang atmeten. Die Mehrzahl der Versuche wurde bei ziemlich niedriger Temperatur im kühlen Laboratoriumsraum ausgeführt und nur in einigen Fällen nahm die Temperatur zu, zu welchem Zweck entweder der Apparat an heißen Tagen hinausgetragen oder die Beobachtungen in einem anderen Laboratorium von höherer Innentemperatur ausgeführt wurden. Die Zahlenwerte stammen nicht von den täglichen, sondern von den nach Verlauf von einigen Stunden gemachten Messungen, und erst aus diesen Zahlen wurde der Verbrauch pro 24 Stunden berechnet. Also geben die Zahlen an, wieviel organische Substanz aufgewendet werden würde, wenn die Atmung dieses Tempo im Laufe von 24 Stunden beibehalten hätte. Es können sämtliche Zahlen nicht den Anspruch erheben, absolute Werte darzustellen; die äußeren Bedingungen sind derartig mannigfaltig, die einzelnen Tage und Monate sind so sehr voneinander verschieden; nicht nur die Tages-, sondern auch die Nachttemperaturen können sich bedeutend voneinander unterscheiden; deshalb kann nur von Annäherungswerten die Rede sein, und ist man nur darauf angewiesen, sich vergegenwärtigen zu suchen, ob dieser sich in dem Verbrauch von organischer Substanz äußernder Lebensprozeß so wichtig ist, daß er von einschneidendem Einfluß auf die ganze Existenz der Pflanze sein kann. Und zwar liefern meine Versuche in dieser Hinsicht eine positive Antwort, der gewöhnliche Aufwand von organischer Substanz erreicht bei der Pflanze eine sehr bedeutende Größe, aus 285 hier angeführten Messungen ergab sich der mittlere Verbrauch pro 24 Stunden als 5,7 %. Jedoch wiederhole ich, daß die Mehrzahl der Versuche bei verhältnismäßig niedriger Temperatur angestellt wurden; daß dieser Umstand von wesentlichem Einfluß sein kann, geht bereits daraus hervor, daß Pflanzen, die bei verschiedenen Temperaturen untersucht wurden, voneinander sehr abweichende Resultate ergaben, so z. B. bei Geranium collinum in einem Versuche 4,6 %, in einem anderen dagegen, wo die Temperatur höher war = 18,3 %, aber bei Trifolium pratense = 4 % bzw. = 17,1 %, bei Bidens tripartitus = 4,1 % bzw. = 10,9 %, bei Mentha arvensis = 4,4 % bzw. = 12,3 %, bei Statice gmelini = 2,2 % bzw. = 9,6 % usw. In 38 Fällen verloren die Pflanzen mehr als 10 % und in 23 Fällen mehr als 15 % Trockensubstanz. Von den 15 untersuchten Arten betrug bei 8 Pflanzen der Verlust über 10 %; ein mittlerer Verbrauch von über 8 % läßt sich bei sechs Arten feststellen, und zwar nur bei dreien von ihnen in welkem Zustand; letzterer ist aber in Steppen-, Wüsten- und Halbwüstengegenden keine Seltenheit. Der maximale Verbrauch betrug in meinen Versuchen bei Weizen-

samen 23,2%, bei Geranium collinum bis zu 19,3%; mehr als 15% ließen sich bei Triticum sativum, Trifolium pratense und Geranium collinum feststellen; ich bin der Meinung, daß unter gewissen Bedingungen sich dasselbe auch bei anderen Arten erzielen läßt.

Die in der Tabelle angegebenen Zahlen zeigen recht anschaulich, von welch großer Bedeutung im Pflanzenleben der Verbrauch von organischer Substanz beim Atmungsprozeß ist, bei beschleunigtem Tempo des letzteren kann im Laufe von 24 Stunden bis zu $^1/_5$ der ganzen organischen Substanz verloren gehen. Betrachtet man diese Tatsache vom landwirtschaftlichen Standpunkte aus, so wird dieselbe ungemein wichtig; es können also pro Hektar vom Felde einige Hundert Kilogramm Ernte nur im Laufe von einem Tage in die Luft gehen, wenn die Tagestemperatur sehr hoch ist, was im Süden nicht nur keine Seltenheit, sondern zuweilen sogar eine gewöhnliche Erscheinung ist. Ebenso ist das für den Botaniker, Ökologen wichtig, der die Bedingungen der Pflanzenverteilung studiert. Man muß in Betracht ziehen, daß hier sehr wichtiges plastisches Material verbraucht wird. Nimmt man als Einheit das Trockengewicht an, so fällt hier auch eine Menge toter Elemente, wie z. B. Hüllen, Gefäße, mechanische Gewebe usw. ins Gewicht, was bei der Atmung nicht verbraucht wird, zur Bildung neuer Pflanzenteile nichts beiträgt und in den Lebensprozessen nicht mitwirkt. Zieht man aber nur das lebende und plastische Material in Erwägung, d. h. dasjenige, wovon das ganze nachfolgende Leben der Pflanzen abhängt, so wird der tägliche Aufwand für die Dissimilation zu gewissen Vegetationsperioden nicht in einigen Prozenten, sondern in Zehnern ausgedrückt, insbesondere zur Zeit der Sommerdürre, wenn die Temperatur nicht nur am Tage, sondern auch nachts hoch bleibt, und wenn der Wassermangel, die Assimilation hemmend, den Abbau stark fördert. In den Steppengebieten fällt diese Periode mit der Reifezeit des Korns und der landwirtschaftlichen Pflanzen zusammen. Zieht man alles Gesagte in Betracht, so wird ohne weiteres verständlich, in welch einer gefährlichen Lage die Pflanze sich während der Dürre befindet, und daß während dieser Periode jeder weitere Tag ihr verhängnisvoll werden kann; unter derartigen Bedingungen nimmt, was meine anderen Versuche gezeigt hatten, die Bildung von neuer organischer Substanz im Prozeß der Photosynthese stark ab, der Aufwand derselben dagegen erreicht sein Maximum. Jetzt erscheint auch die Unruhe des Landwirtes als begreiflich, wenn er um seine Ernte besorgt ist, denn die Dürre kann nicht wieder gut zu machenden Schaden innerhalb 1 bis 2 Tage antun. Unter den Landwirten ist die Meinung verbreitet, daß

das Getreide unter dem Einfluß der Dürre an Gewicht verliert, das Korn leichter wird oder „abfließt". Gewiß kann diese Gewichtsabnahme vom Trockenwerden abhängen, jedoch besteht theoretisch kein Grund dazu, die Möglichkeit des Verlustes von organischer Substanz auf Kosten der Dissimilation zu bestreiten. Der gesteigerte Verbrauch und die geringe Substanzzufuhr vermögen eine allgemeine Gewichtsabnahme der Pflanze hervorzurufen, weshalb man nicht denken darf, daß die Pflanze tagtäglich ihr Gewicht vergrößert, an gewissen Tagen, und sogar einige Tage hintereinander, kann das Gewicht abnehmen, was von meinen Beobachtungen ebenfalls bestätigt wurde. Es scheint mir, daß man dasselbe mit demselben Recht über Wiesen- und Steppengräser, wie auch über Wurzel- und Knollenfrüchte, Gesträuche, Bäume u. a. sagen kann. Wertvolles Material kann in gleicher Weise sowohl in Körnern, als auch in Blättern, Stengeln, überirdischen Organen verloren gehen. Vielleicht hängt das oft vorkommende partielle Vertrocknen entweder von ganzen Blättern oder deren einzelner Teile, als auch anderer Organe weniger vom Wassermangel, als insbesondere vom übermäßigen Verbrauch im Dissimilationsprozeß ab.

Außer kürzer dauernden Versuchen stellte ich längere Beobachtungen im Laufe von 24 Stunden an; jedoch war die Vegetationsperiode nicht besonders dazu geeignet, daß man die Größe des Verlustes an organischer Substanz feststellen konnte; mich interessierten nur die innerhalb 24 Stunden stattfindenden Schwankungen; die Nächte waren ziemlich kühl und die Tage nicht allzu heiß.

In einem Versuche wurden drei parallele Portionen milchreifer Weizenkörner untersucht. Die Analyseröhren wurden alle 2 Stunden gewechselt, nur in einem Falle nachts dauerte die Bestimmung 6 Stunden. In Anbetracht dessen, daß infolge des langen Verbleibens in dem Apparat eventuelle Veränderungen des untersuchten Materials eintreten können, wurden in einer Röhre die Samen während des Versuches durch neue ersetzt; diese Befürchtungen erwiesen sich aber als unnötig, und das Atmungstempo blieb durchschnittlich dasselbe. In Tabelle 11 ist der Aufwand von Kohlehydraten angegeben, umgerechnet auf 100 Teile Trockengewicht und pro 24 Stunden. Das Atmungsmaximum betrug am Mittag 8,8 %, das Minimum in den Morgenstunden = 2,8 %, der gesamte Verlust pro 24 Stunden war 5,4%.

In einem anderen Versuche wurden ganze Pflanzen mit milchreifen Samen, je sieben Exemplare pro Portion, genommen. Zunächst wurden zwei Portionen aufgestellt, hernach zur Kontrolle noch zwei, und endlich zwei weitere im ganzen also sechs Portionen. In Tabelle 12 sind

Mittelwerte angegeben. In diesem Versuche waren bei den Pflanzen bereits wenig Blätter vorhanden, und die Hauptmasse bestand aus Stengeln, die viel nicht lebende Elemente enthielten, weshalb der absolute Wert der Dissimilation nicht sehr groß wurde.

Zwecks Messung des Verlustes bei der Atmung wurde noch die Wägungsmethode angewandt. Die aus den Ähren ausgeschälten Körner wurden in Gruppen verteilt, von denen die eine unmittelbar hoher Temperatur ausgesetzt, abgetötet und hierauf ausgetrocknet wurde, die

Tabelle 11.

Dauer der Beobachtung	Kohlehydratverbrauch	Verhältnis
11—13 Std.	8,8	316
13—15 „	5,6	204
15—17 „	5,6	204
17—19 „	5,1	184
19—21 „	3,2	116
21—23 „	3,3	120
23—5 „	3,9	140
5—7 „	2,8	**100**
7—9 „	3,9	140
9—11 „	4,7	168

Tabelle 12.

Dauer der Beobachtung	Kohlehydratverbrauch	Verhältnis
21h 30′—24h 45′	3,0	143
24h 45′—5h 0′	2,1	**100**
5h 0′—8h 15′	2,2	105
8h 15′—10h	3,3	157
10h—12h	4,0	190
12h—13h 30′	4,7	224
13h 30′—15h	3,9	186
15h—16h	4,4	210
16h—17h 30′	4,0	190
17h 30′—19h	3,1	148
19h—20h 30′	3,3	157

andere aber auf angefeuchtetes Fließpapier gelegt und an dunklem kühlen Orte 3 Tage lang behalten wurde, wonach sie ebenfalls abgetötet und ausgetrocknet wurde. Die Gruppen bestanden aus einzelnen Portionen, die Körner in denselben wurden gezählt und gewogen, wobei als Einheit das Trockengewicht von 1000 Körnern angenommen wurde. Der prozentuale Fehler war = 0,0—0,9—1,3—1,7—3,5 %. In einem Versuche erreicht der Trockengewichtsverlust 9,5 %, in einem anderen 12,3%.

Die Durchführung der Versuche mit der Gewichtsabnahme von in den Ähren gelassenen Körnern mit Hilfe der Wägungsmethode erwies sich als vollständig unmöglich. Außer des Verlustes der Substanzen beim Atmen findet noch deren Zufuhr aus den Stengeln statt. In Abhängigkeit von dem Überwiegen des einen oder des anderen Prozesses schwankt das endgültige Gewicht eines Kornes. Geschieht der Stoffwechsel überhaupt nicht oder ist er nur schwach, so nimmt das Gewicht des Kornes ab, was sich in ziemlich ausgetrockneten Stengeln und Ähren, wo viel Zellen gestorben sind, beobachten läßt; umgekehrt bleibt in noch grünen und saftigen Stengeln das Trockengewicht des

Kornes entweder ungeändert oder nimmt sogar zu, ungeachtet der stattfindenden Dissimilation und der Dunkelheit. So wurden in einem Versuche Ähren mit Stengeln von im Frühjahr zu verschiedenen Zeitpunkten gesätem Weizen abgeschnitten. Die Ähren eines Termins wurden in zwei Gruppen geteilt und die Gruppen ihrerseits in Portionen zur Bestimmung der in dem Versuche begangenen Fehler. Die erste Gruppe wurde unmittelbar nach dem Abtrennen von der Wurzel abgetötet und ausgetrocknet, die zweite mit den Stengeln in Wasser getaucht und auf die Dauer von 3 Tagen an einen kühlen und dunklen Ort gestellt. Hierauf wurde auch diese ausgetrocknet. Die Samen der reiferen Pflanzen verringerten ihr Gewicht, diejenigen der unreifen dagegen vergrößerten dasselbe; es ergab sich folgende Reihe: — 7,6, 0,0, + 1,8, + 4,8, + 24,1, + 18,6%. Selbstverständlich konnte hier die Vergrößerung nur auf Kosten des Transportes von Nährungsstoffen innerhalb der Pflanze stattfinden, da die Pflanzen sich in Dunkelheit befanden und eine Assimilationsmöglichkeit ausgeschlossen war. Hieraus folgt, daß bei Verzögerung der Assimilation auf die eine oder andere Art die Vegetationsorgane sich zu erschöpfen beginnen, indem sie ihr plastisches Material den Vermehrungsorganen abgeben und dadurch immer mehr dem Untergang zustreben. Die Vermehrungsorgane verbrauchen, was ich gleich zeigen werde, die organischen Substanzen energischer als die Vegetationsorgane.

Zum Vergleich der Atmungsenergie der Vegetations- und der Reproduktionsorgane wurden zwei Versuche an Weizen angestellt, dessen Körner im Anfangsstadium der Milchreife waren. Im ersten Versuche wurden die Ähren von den Stengeln abgetrennt und die Bestimmungen zweimal nach je 3 Stunden vorgenommen. Die Atmungsenergie in einer Gruppe betrug für die Stengel 2,8 und 2,8% und für die Ähren 6,3 und 6,4%; in der anderen Gruppe waren die Werte für die Stengel 2,6 und 2,6%, und für die Ähren 5,6 und 5,5%; folglich verbrauchten die letzteren das plastische Material mehr als zweimal soviel.

Der oben beschriebene Versuch wurde im Laboratorium bei sehr niedriger Temperatur ausgeführt, im nachfolgend angegebenen dagegen wurde der Apparat den Sonnenstrahlen ausgesetzt. Die Atmungsenergie nahm bedeutend zu und steigerte sich bei den Samen bis 23,2%. Es wurden hierbei Stengel, Ähren und Körner untereinander verglichen; in der einen Gruppe von 10—12 Uhr ergaben sich folgende Verhältnisse: 4,4 : 9,8 : 16,1; in der anderen Gruppe weichen die Werte sehr wenig von diesen ab: 4,3 : 10,2 : 15,8. Von 12—2 Uhr, als die Temperatur stieg, erfuhr auch die Dissimilation eine Steigerung: in einem

Versuche ergab sich 5,7 : 11,6 : 23,2 und in einem anderen 5,7 : 10,9 : 21,2. In sämtlichen Fällen äußerten die Samen eine maximale Aktivität, indem dieselben das Material fast viermal energischer verbrauchten als die Stengel, und würde der Verbrauch in diesem Tempo 24 Stunden anhalten, so würden die Samen $^1/_5$ und sogar beinahe ¼ ihres Gewichtes verlieren.

Beim Nachschlagen der landwirtschaftlichen Literatur über die Dürre begegnen wir oft gleichwie gewissen sich widersprechenden Erklärungen. Die einen Forscher verbinden diese Erscheinungen mit der Feuchtigkeitsveränderung, die anderen sehen die Hauptsache in den Pilzerkrankungen; die Landwirte hoben oft die Entwicklung von Flecken auf den Blättern hervor. Es interessiert sie am meisten das Korn und die Erscheinung der anormal schwachen Reife desselben. Jedoch kann eine ungewohnt schwache Entwicklung des Kornes von verschiedenen Ursachen abhängen, und zwar wirken bei uns in Rußland, in dem Steppengebiet, hauptsächlich plötzliche Feuchtigkeitsveränderungen und reichliche Entwicklung von parasitischen Pilzen in dieser Richtung ein. Sowohl die oben beschriebenen Versuche, als auch diejenigen über den Einfluß der Feuchtigkeit auf Kohlenstoffassimilation zeigen in einer anschaulichen Weise, was für einen schädlichen Einfluß der Wassermangel auf die Bildung organischer Substanz in der Pflanze ausübt; ganz in derselben Weise muß ein anderer, die Synthese schwächender und den Zerfall fördernder Faktor einwirken. Der Pilz, vermag indem er in das lebende Gewebe eindringt und die Zellen angreift, ebenfalls die photosynthetische Arbeit zu hemmen und die Dissimilation zu beschleunigen. Zum Beweise will ich einige Versuche angeben.

In einem Falle wurden zwecks Untersuchung der Assimilationstätigkeit 10 ihrer Fläche nach untereinander gleiche Blätterstücke von Helianthus annuus genommen; fünf von denselben waren gesund, die fünf übrigen vom Pilz Puccinia Helianthi, im Teleutospor-Stadium befindlich, befallen. Die gesunden Blätterstücke lösten innerhalb 1 Stunde 13—14—17—28—36 mm^3 auf, die befallenen lieferten 4—5—5—11—15 mm^3, der Durchschnittswert für die ersten = 22, für die zweiten = 8, d. h. fast dreimal weniger.

In einem anderen Versuche wurden 15 Blätter von Trifolium pratense untersucht, von denen fünf gesund, fünf von Erysiphe Marthii schwach und fünf von demselben Pilz stark angegriffen waren. Die Assimilationsenergie der ersteren betrug 8,4—8,4—11,4—13,7—21,4 mm^3, im Durchschnitt = 12,7; bei der zweiten Gruppe haben wir 7,5—8,0—9,6—11,3—11,5 mm^3, im Durchschnitt = 9,6; die stärker angegriffenen lieferten

endlich 3,1—3,7—5,9—6,3—7,6 mm³, im Durchschnitt = 5,3. Das gegenseitige Verhältnis dieser drei Gruppen ist 2,4:1,8:1,00; hier führte das Befallensein eine Schwächung um fast $2^1/_2$ herbei.

Wie es auch zu erwarten stand, nimmt die Kohlenstoffassimilation unter Einwirkung des Pilzes ab. Was die Dissimilation anbetrifft, so ist hier ein anderer Effekt möglich, das Eindringen des Pilzes bringt eine Reizwirkung und gesteigerten Stoffwechsel mit sich. Die Versuche wiesen nach, daß die von dem Pilz angegriffenen Blätterstellen bedeutend stärker als normale atmen. Es wurden drei Portionen gesunder Blätter von Helianthus annuus und drei Portionen vom Pilz Puccinia Helianthi befallener untersucht. Die ersteren atmeten pro 100 cm² Blattfläche, bezogen auf 24 Stunden, 22—23—27 mg Kohlensäure, im Mittel = 24 mg aus, die zweiten schieden 35—36—37 mg, im Mittel = 36 mg aus, d. h. anderthalbmal soviel. Der Pilz befand sich im vorliegenden Falle im Teleutosporenstadium, d. h. er war bereits in den Ruhezustand übergegangen, und hatte seine Lebenstätigkeit bereits abgenommen, es ist möglich, daß er in einem aktiveren Stadium eine zerstörendere Wirkung ausüben würde.

Ähnliche Resultate lieferten die Versuche an Blättern von Trifolium pratense, von Erysiphe Marthii angegriffen; die Atmung normaler Blätter betrug 13—14—14 mg in 24 Stunden pro 100 cm² Fläche; bei den angegriffenen betrugen die Zahlen 16—20—20; das Verhältnis = 1,00:1,37. Jede Portion bestand aus einer großen Zahl von Blättern.

Folglich geht sowohl die Entwässerung der Pflanzen, als auch das Befallen von Pilzen auf dasselbe hinaus, die Kohlenstoffassimilation fällt stark, die Dissimilation steigt umgekehrt an. Als Endresultat ergibt sich ungenügende Ernährung und Erschöpfung der Pflanzen, in beiden Fällen tritt Mißernte ein.

Jekaterinoslaw. **W. Iljin.**
Landwirtschaftliche Landesversuchsstation.
1918.

Eingegangene Literatur.

Kirchner und Schröter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Lieferung 23/24 (Ericaceae), Gz. 6.— Verlag von Eugen Ulmer, Stuttgart.

H. Marzell, Unsere Heilpflanzen, ihre Geschichte und ihre Stellung in der Volkskunde. Ethnobotanische Streifzüge. Verlag von Theod. Fischer, Freiburg.

C. Schroeter, Das Pflanzenleben der Algen. Zweite Auflage. Lieferung 1. Gz. 10.—. Verlag von Albert Raustein, Zürich.

Th. Herzog, Die Pflanzenwelt der bolivianischen Anden und ihres östlichen Vorlande. (Engler und Drude, Die Vegetation der Erde. Bd. XV. Gz. geh. 15.— Wilhelm Engelmann, Leipzig).

R. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik. 3. Aufl., Bd. I. Gz. 20.— Leipzig und Wien. Verlag von Franz Deuticke.

E. Strasburger, Das botanische Praktikum. 7. Aufl., bearbeitet von M. Koernicke. Verlag von Gustav Fischer, Jena.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Über „Plasmoptysen“-Mykorrhiza.

Von **Karl Demeter.**

Mit 5 Abbildungen im Text und Tafel VII.

Inhalt:

Einleitung.

Das Problem der Mykorrhiza ist bis heute ungelöst. Manche ihrer Formen sind noch wenig oder überhaupt nicht untersucht. Solange diese Voraussetzungen nicht gegeben sind, kann man nicht daran denken, die Mykorrhizenfrage allgemein schlüssig zu beantworten.

Unter dem Namen „Plasmoptysenmykorrhiza“ verbirgt sich der frühere irreführende Name der „Sporangiolenmykorrhiza“. Diese war bis jetzt nur ungenügend bekannt, obwohl sie rein zahlenmäßig die am meisten verbreitete ist. Insbesondere schien es von Interesse, die „physiologisch-anatomischen“ Verhältnisse genauer zu untersuchen, sodann den Pilz rein zu kultivieren und mit ihm ernährungsphysiologische Untersuchungen anzustellen; denn darüber schwebte noch völliges Dunkel. Als Objekte für die Untersuchungen wählte ich Vertreter der Apocyneen und Asclepiadeen, insbesondere Vinca minor. Wenn vorliegende Ausführungen einen kleinen Baustein liefern zu den vielen, die schon geliefert sind und noch geliefert werden müssen, um das Mykorrhizenproblem zu lösen, dann wird ihr Zweck vollkommen erfüllt sein.

Ich möchte nicht versäumen, auch an dieser Stelle Herrn Professor Burgeff für das entgegengebrachte große Interesse den gebührenden Dank auszusprechen, ebenso Herrn Geheimrat v. Goebel für die freundliche Überlassung der Institutsmittel. Die Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität München im Juni 1921 begonnen und dortselbst im Februar 1923 beendet.

I. Zur Anatomie der Wurzel.

Die mittlere Dicke einer jungen Wurzel von Vinca minor beträgt im Durchschnitt ungefähr 0,3 mm, bei Asclepiadaceen etwas mehr.

Wir finden eine normale Epidermis, dann folgt nach innen eine aus zweierlei Zellarten bestehende Schicht, die sogenannte Exodermis. Die eigentliche Rinde besteht aus meist fünf Lagen weitlumiger, in Längsrichtung gestreckter Parenchymzellen. Den Abschluß bildet gegen den Zentralzylinder die aus langgestreckten Zellen bestehende Endodermis. Der Zentralzylinder nimmt an Breite nicht ganz ein Drittel des gesamten Wurzelquerschnittes ein.

Die uns am meisten interessierende Zellschicht ist die Exodermis, weil sie für das Eindringen des Pilzes in die Wurzel von größter Wichtigkeit ist.

Sie besteht aus sogenannten Kurz- und Langzellen. Die Kurzzellen sind identisch mit den cellules de passage Janses (23) und den Durchlaßzellen Burgeffs (6). Zwischen zwei (in der Fläche vier) Langzellen ist immer eine Kurzzelle eingeschaltet, so daß die Wurzeloberfläche, mit schwacher Vergrößerung betrachtet, einen schachbrettartigen Eindruck machen würde, wenn sich der Betrachter nicht durch das Mißverhältnis im Längenausmaß der Langzellen und Kurzzellen stören ließe. Einen besseren Vergleich erlaubt vielleicht die Anordnung der Spaltöffnungsmutterzellen zu den übrigen Epidermiszellen eines jungen Monocotylenblattes. Diese würden den Langzellen, jene den Kurzzellen entsprechen.

Die Langzellen sind immer in der Längsrichtung der Wurzel gestreckt und mindestens doppelt so lang als breit. Die Kurzzellen dagegen sind annähernd quadratisch oder rund, haben eine abaxiale starke Wandverdickung (Kalotte) und verändern sich im weiteren Verlaufe nicht mehr. Nur in ihrer Höhe (in ihrem radialen Durchmesser) unterscheiden sich die beiden Zellarten nicht voneinander. Die Kurzzellen besitzen dauernd einen lebenden Protoplasten mit Zellkern, während die übrigen Exodermiszellen abgestorben sind. Das steht mit der später zu erwähnenden chemischen Beschaffenheit der Zellmembran und den physiologischen Aufgaben der Kurzzellen in Zusammenhang. Bei älteren Wurzeln tritt die Exodermis an Stelle der Epidermis; von dieser sind nur mehr wenig Überreste zu finden.

Zunächst aber noch einige Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte der Exodermis. Nach Kroemer (22, S. 64) gibt es

drei Typen für die Ausgliederung der „Kurzzellen-Interkuten". Wir haben es hier mit Typ II zu tun; denn die Exodermis von Vinca läßt sich als selbständige Schicht bis an die zentrale Gewebemasse des Meristemkegels verfolgen. Ihre Initialen entstehen — wenige Zellen vom Scheitelpunkt des Vegetationskegels entfernt — aus dem Urinitialen für Wurzelhaube, Wurzelhaut, Exodermis und Rindenparenchym.

4—5 Zellen hinter der Stelle, wo die Wurzelhaube aufhört, die Wurzelspitze zu bedecken (also 0,5 mm hinter der Wurzelhaubenspitze), beginnt die Exodermis sich in Kurz- und Langzellen zu differenzieren, d. h. die Langzellen strecken sich longitudinal, werden inhaltsärmer und verkorken, die Kurzzellen verdicken ihre abaxiale Wand und bekommen die sogenannte Kalotte. 20 Zellen weiter hinten (0,94 mm von der Wurzelspitze entfernt) ist im großen ganzen die Differenzierung vollendet, die somit ziemlich rasch vonstatten geht. Wir haben die fertige Exodermis vor uns. Zum Studium der beginnenden Verkorkung der übrigen Exodermiszellen (Langzellen) wurden von Paraffin befreite 15 μ dicke Mikrotomschnitte von Vincawurzeln mit Sudanglyzerin gefärbt, nachdem sie mindestens 24 Stunden mit Eau de Javelle vorbehandelt waren.

Im folgenden seien der Beschaffenheit der Kalotte in den Durchlaßzellen einige Worte gewidmet.

Geprüft wurde auf Zellulose, Lignin, Suberin, Kallose und Pektinstoffe (an Hand von Tunmann (41)). Als Objekte dienten Vinca minor, Vincetoxicum officinale und Asclepias Cornuti.

Zellulose und Suberin scheiden für die Auflagerung der Durchlaßzellen aus. Nach Juel (21) und Busich (7) ist sie verholzt.

In unserem Falle gibt nur Asclepias und Vincetoxicum eine deutliche Holzreaktion mit Phloroglucin-Salzsäure. Dabei stellt sich heraus, daß die Kalotte aus zweierlei Schichten besteht, einer äußeren, die verholzt ist, und einer inneren, die bei starker Lichtbrechung entweder ganz farblos ist oder einen ins Gelblich-grüne gehenden Schimmer zeigt. Diese ist bei Asclepias Cornuti besonders deutlich von der äußeren zu unterscheiden, und ihre Dicke beträgt ungefähr die Hälfte von jener, bei Vincetoxicum viel weniger.

Die Doppelfärbung nach Chodat (41) mit 1% ammonakal. Kongorot und 1% Chrysoidin ist besonders wirksam, indem sich die verholzte Schicht schön gelb färbt, während die innere lichtbrechende das Kongorot aufnimmt. Die Färbung mit Kongorot beruht aber

nicht auf Vorhandensein von Zellulose; denn Jodschwefelsäure und Chlorzinkjod geben keinerlei Reaktion.

Bei Vinca minor fehlt die äußere verholzte Schicht, die Phloroglucinreaktion verläuft vollständig negativ. Dagegen gibt hier die Kalotte sämtliche Reaktionen wie die innere Schicht bei Asclepias. Bei Untersuchung der Vincawurzeln war mir schon immer aufgefallen, daß an manchen die Kalotten nur sehr spärlich ausgebildet waren oder überhaupt fehlten, was mir zu der Vermutung Anlaß gab, die Verdickung müßte aus einem Stoff bestehen, der sehr leicht abgebaut werden kann. Genauere Angaben über eine mögliche Periodizität dieser Erscheinung, z. B. in Beziehung zur jeweiligen Jahreszeit, kann ich leider noch nicht machen.

Jedenfalls war es nicht erstaunlich, als sich mit Kallose-Reagentien positive Resultate einstellten.

Mit Korallin-Soda ergibt die Wandverdickung der Durchlaßzellen von Vinca nach 5 Minuten Einwirkung deutliche Rotfärbung.

Besser und sicherer ist die Methode von Russow mit Anilinblau (41). Bei Vinca stellt sich nach einstündiger Einwirkung eine kräftige Blaufärbung der abaxialen Wandverdickung ein, außerdem sind nur mehr die Pilzhyphen leicht blau gefärbt (Pilzkallose?). Bei Vincetoxicum und Asclepias ist die äußere Schicht der Kalotte violett, die innere leuchtend hellblau gefärbt. Bei Asclepias konnte ich ferner eine deutliche und regelmäßige Tüpfelung der äußeren verholzten Schicht wahrnehmen, so daß die ganze Kalotte vergleichsweise den Eindruck einer Siebplatte macht, die aber nur einen einseitigen Kallosebelag aufweist. Die Tüpfel haben, nebenbei bemerkt, bei der Infektion der Pflanze durch den Pilz einige Bedeutung, worüber an anderer Stelle berichtet wird.

Keinesfalls ist jedoch die Kallose im reinen Zustand vorhanden, sondern sie muß noch mit irgendwelchen stickstoffhaltigen Substanzen untermischt sein, nämlich mit Pektinstoffen. Dreitägige Vorbehandlung mit frisch zubereitetem Kupferoxydammoniak und Auswaschen in 5 %iger Essigsäure ergibt mit Rutheniumrot eine intensive Rotfärbung der Kalotte (sowie auch der Epidermis samt den Wurzelhaaren, besonders der radialen Wände).

Stickstoffverbindungen, die mit Diphenylamin-Schwefelsäure reagieren, können jedoch in die Kalotte nicht eingelagert sein, da sich nicht die geringste Spur einer Blaufärbung beobachten läßt (im Gegensatz zu Busich (7, S. 246).

Die Kalotte ist stark quellungsfähig, nimmt z. B. bei Asclepias Cornuti in konzentrierter Schwefelsäure an Dicke bis zu ein Drittel der Zellhöhe zu, und die innere stark lichtbrechende Lamelle erleidet starke Deformationen, die sich durch zahnartiges Vorspringen ins Zellumen hinein äußert.

II. Die Infektion und die weitere Ausbreitung des Pilzes innerhalb der Wurzel.

Auf Flächenschnitten von Vincawurzeln sieht man, daß diese mehr oder weniger von einem bräunlichen verzweigten Pilzmyzel umsponnen sind, das 5 μ dick ist, und regelmäßig Querwände besitzt. Ab und zu kann man auch beobachten, daß ein Faden dieses Pilzes da, wo sich die Kalotte einer Kurzzelle befindet, verschwindet, um sie zu durchbohren. Die Identität dieses äußeren Pilzmyzels mit den wahren Endophyten kann nicht bezweifelt werden.

Mit dem Eindringen des Pilzes in das Innere der Wurzel verliert er seine Querwände, er wird „querwandlos“ [1]).

Der Vorgang der Infektion selbst wurde an Hand von zahlreichen Mikrotomschichten studiert, die mit Gilson oder Juel fixiert und mit Heidenhains Hämatoxylin gefärbt waren.

Das Eindringen des Pilzes durch die Kalotte in die Durchlaßzelle konnte an mit Anilinblau gefärbten Präparaten von Asclepias Cornuti gut beobachtet werden. Die äußere Wandverdickung ist hier verholzt und mit Tüpfeln versehen. Einen dieser Tüpfel benutzt der Pilz als vorgebahnten Weg, um durchzudringen. Vorher bläht er sich stark auf, es wird ein sogenanntes „Appressorium“ gebildet, das 10—15 μ dick ist (vgl. Taf. VII, Fig. 5). Die Dicke des Pilzes beim Durchdringen beträgt ungefähr das Dreifache eines Tüpfeldurchmessers; er muß also die Fähigkeit haben, die Wand bis zu einem gewissen Grade aufzulösen, um hindurchzukommen, das gilt auch für die Zellulose- und Pektinmembranen der übrigen Rindenzellen.

Die Durchbohrung der Epidermisaußenwand bietet keine Besonderheiten. In der Oberhaut selbst hält sich der Pilz nicht lange auf, sondern dringt sofort in die nächste Durchlaßzelle ein. Daß er

1) In einigen Fällen konnte ich jedoch auf Mikrotomschnitten von Vinca minor Querwände feststellen, wobei die Hyphen einen konidienförmig abgeteilten Eindruck machten, genau so, wie sich die Hyphen des Pilzes von in Agar ausgelegten Wurzeln nachträglich konidien- oder monilienförmig abgliedern, wenn sich die Stoffwechselprodukte anhäufen. Anscheinend wurden auch in den eben erwähnten lebenden Wurzeln in bestimmten Zellen die Stoffwechselprodukte des Pilzes vom Wirte nicht abtransportiert oder anderweitig verarbeitet.

gewöhnlich an der Basis eines Wurzelhaares in das Epiblem eindringt, wie Busich (7, S. 246) beschreibt, habe ich nicht beobachtet.

Das Durchdringen der ersten Zellschichten bei der Infektion muß ungemein rasch vor sich gehen, da ich unter mehreren 1000 Schnitten nur ganz wenige mit jungen Infektionsstellen erhielt.

Ob man Infektionshyphen oder Emigrationshyphen vor sich hat, läßt sich, da wir keinen Schnallenpilz vor uns haben, nur an der Verzweigungsrichtung der Hyphen erkennen, was sich aber oft infolge der vielen Schlingen, die die intrazellulären Hyphen bilden, nur schwer mit Sicherheit entscheiden läßt.

Hat sich der Pilz nun durch die Kalotte hindurchgearbeitet, dehnt er sich sofort wieder übernormal weit aus und beschreibt innerhalb der Durchlaßzelle eine mehr oder minder große Schleife (vgl. Textfig. 1 und Taf. VII, Fig. 5). Das Weitere sei an Hand von Taf. VII, Fig. 5 erklärt, wo eine junge Infektionsstelle von Vinca minor (April 1922) dargestellt ist, in etwas tangentialem Schnitt. Die Infektionshyphe kann sich schon innerhalb der Kurzzelle verzweigen, meistens tut sie es aber in der darauffolgenden ersten Rindenzellschicht. Dort werden dann in der Regel zwei (in der Fläche vier) Zellen infiziert. Die Hyphendicke beträgt von nun an ziemlich konstant 4—6 μ, solange der Pilz intrazellulär ist. Zwischen 1. und 2. Rindenzellschicht trifft man den Pilz zum erstenmal auch zwischen den Zellen an, also interzellulär. Daß er Pektinstoffe lösen kann, hat er bereits beim Durchdringen der Kalotte bewiesen (vgl. Anat. Teil, S. 408). Diese Fähigkeit kommt ihm nun bei seiner weiteren Verbreitung innerhalb der Wurzel sehr zustatten, indem er die Mittellamelle auflöst. Interzellulär finden wir den Pilz nun in der Regel zwischen der 1. und 2., 2. und 3., 3. und 4. Rindenschicht, am häufigsten zwischen der 3. und 4., niemals zwischen der Endo- bzw. Exodermis und der jedesmal an sie grenzenden Rindenzellage.

Die Dicke der interzellulären Hyphen beträgt ungefähr 3—4 μ. Festgelegt sei, daß das Propagationsmittel des Pilzes innerhalb des Wirtes die interzellulären Hyphen sind, nicht die intrazellulären. Der Endophyt dringt, indem er nach Bedarf intrazelluläre Stränge abgibt, auch weiterhin innerhalb der Zellen in die Rinde ein bis zur letzten innersten, an die Endodermis grenzende Zellenlage. Aber von der 3. Zellschicht (immer ausschließlich Epi- und Exodermis) an, unmittelbar nach der Infektion, beginnen an dem Endophyten durch Ein-

wirkung des Wirtes Veränderungen aufzutreten, die späterhin unter den „Arbuskeln und Sporangiolen" behandelt werden.

Zugleich mit dem weiteren Vordringen des Pilzes in der Wurzel nimmt auch seine Wanddicke erheblich ab, die Pilzmembran ist nur mehr ein ganz dünnes unscheinbares Häutchen und färbt sich nur mehr schwach mit Hämatoxylin (vgl. Burgeff (4) und Gallaud (16, S. 214)).

Ferner tritt auch hier die von anderen Mykorrhizen, besonders Orchideen, her bekannte Erscheinung auf, das mit dem Eindringen des Pilzes die Stärke schwindet und schon auf Distanz, wie auch aus der Zeichnung von Taf. VII, Fig. 5 ersehen werden kann. Die Stärkekörner lassen sich auch auf Mikrotomschnitten ohne inverse Tinktion recht gut als farblose, stark lichtbrechende Gebilde erkennen.

Textfig. 1 zeigt die Infektion einer ganz jungen Seitenwurzel, der Schnitt ist etwas tangential geführt. Bemerkenswert ist hier, daß die Infektionshyphe hier nicht an einer als Durchlaßzelle prädestinierten Zelle (*d*), sondern durch eine künftige Langzelle in die Wurzel eindringt.



Fig. 1. Infektion einer Vinca-Wurzel unmittelbar hinter der Spitze. Vergr. 148 mal.

Meines Erachtens sind es nicht bestimmte Stoffe, die durch Herausdiffundieren den Pilz in die Durchlaßzelle lokken, sondern es ist lediglich die Verkorkung der Langzellen, die es dem Pilz nicht gestattet, wo anders als durch die Kurzzellen einzudringen. Wo dieses Hindernis fehlt, wie bei dem eben erwähnten Fall, ist es für die Infektionshyphe gleichgültig, durch welche Zelle sie eindringt. Gallaud (16, S. 316) steht auf demselben Standpunkt, und nach den neuesten Untersuchungen von K. O. Müller (30) ist gewöhnlichem Pilzmyzel die Fähigkeit des Chemotropismus abzusprechen, eine Ausnahme bilden nur gewisse Keimmyzelien. Busich (7) dagegen steht wie Janse (20) und Burgeff (4) auf dem Standpunkt des Chemotropismus und gibt zur Stütze dieser Behauptung an, daß die Durchlaßzellen besonders stark die von Molisch empfohlene Diphenylaminprobe auf Nitrate zeigen, während die übrigen Zellen

diese nicht aufweisen. Der Befund erscheint rätselhaft. Versuche an Vincawurzeln, verpilzten und unverpilzten, ergaben nicht die geringste Spur einer Blaufärbung in irgendeiner Zelle, selbst nachdem die Pflanzen 48 Stunden zu anderen Zwecken in 1 %iger Salpeterlösung gestanden waren. Mac Luckie (27) macht neuerdings auch für die weitere Ausbreitung des Pilzes innerhalb des Wirtes den Chemotropismus verantwortlich. Er schließt dies aus dem engen Kontakt des Kerns mit den Pilzhyphen bei Dipodium punctatum. Die Behauptung ist aber auf keine weiteren Tatsachen gestützt.

Daß der Pilz Sekretzellen meidet, sei auch für die Mykorrhiza der Asclepiadeen und Apocyneen bestätigt. Hier kommen nur Gerbstoffschläuche in Betracht, die mittels der Sperlichschen Jodprobe und Pfeffers Methylenblaulösung nachgewiesen wurden. Sehr interessant ist, daß bei der Infektion mit dem Verschwinden der Stärke auch ein solches der Gerbstoffschläuche Hand in Hand geht. Es zeigte sich nämlich, daß die Gerbstoffreaktion in den Wurzelpartien, wo der Pilz die Stärke gelöst hatte, nur sehr schwach ausfiel, während in mit Stärke vollgefüllten Wurzelpartien die Deutlichkeit der Reaktion nichts zu wünschen übrig ließ. So ist es nicht ausgeschlossen, daß der Endophyt auch Gerbstoff verwenden kann, ohne in die gerbstoffhaltigen Zellen selbst einzudringen. Infektion ist das ganze Jahr über möglich, obwohl ich weitaus die meisten Infektionen an dem Material fand, das ich in den Monaten März—Mai gesammelt hatte.

III. Die verschiedenen Organe des Endophyten.

Diese kommen innerhalb der Wurzel in den Regionen vor, die Janse (20, S. 140) als 2. und 3. Region bezeichnet. In unserem Falle kann nur von einer einzigen Region gesprochen werden. Denn ein Unterschied findet sich in den von mir untersuchten Pflanzen nicht vor, wie ihn Janse etwa bei Rauwolfia javanica (Apocynaceae) beschreibt, wo z. B. Sporangiolen nur in der 8. und 9. Zellschicht auftreten. Auch gibt es keine sogenannte Pilzwirtzellschicht wie bei den Orchideen.

Vesikeln können überall in der eigentlichen Rinde gebildet werden, ebenso Arbuskeln und Sporangiolen.

1. Die Vesikeln.

Vorausgenommen seien Gebilde, die eine Mittelstellung einnehmen zwischen gewöhnlichen Hyphen und Vesikeln. Interzellu-

läre Hyphen werden blasig oder wurstförmig aufgetrieben, wie z. B. auf Taf. VII, Fig. 5 oben zu sehen ist[1]). Es kann eine Hyphe gleich auf eine Strecke von mehreren Rindenzellen lang dieses Aussehen zeigen. Diese Anschwellung kann entweder terminal oder interkalar sein. Wird sie älter, dann treten mit einer Unzahl von Kernen große Fettvakuolen auf, die die ganze Breite der Hyphe einnehmen und rosenkranzförmige Anordnung zeigen. Man könnte dadurch irregeführt werden, die Protoplasmabrücken, durch die die einzelnen Vakuolen voneinander getrennt sind, für Querwände zu halten.

Bekommen nun diese Anschwellungen eine bestimmte äußere Form, werden sie also elliptisch, oval oder kugelig, dann haben wir die eigentlichen echten Vesikeln vor uns.

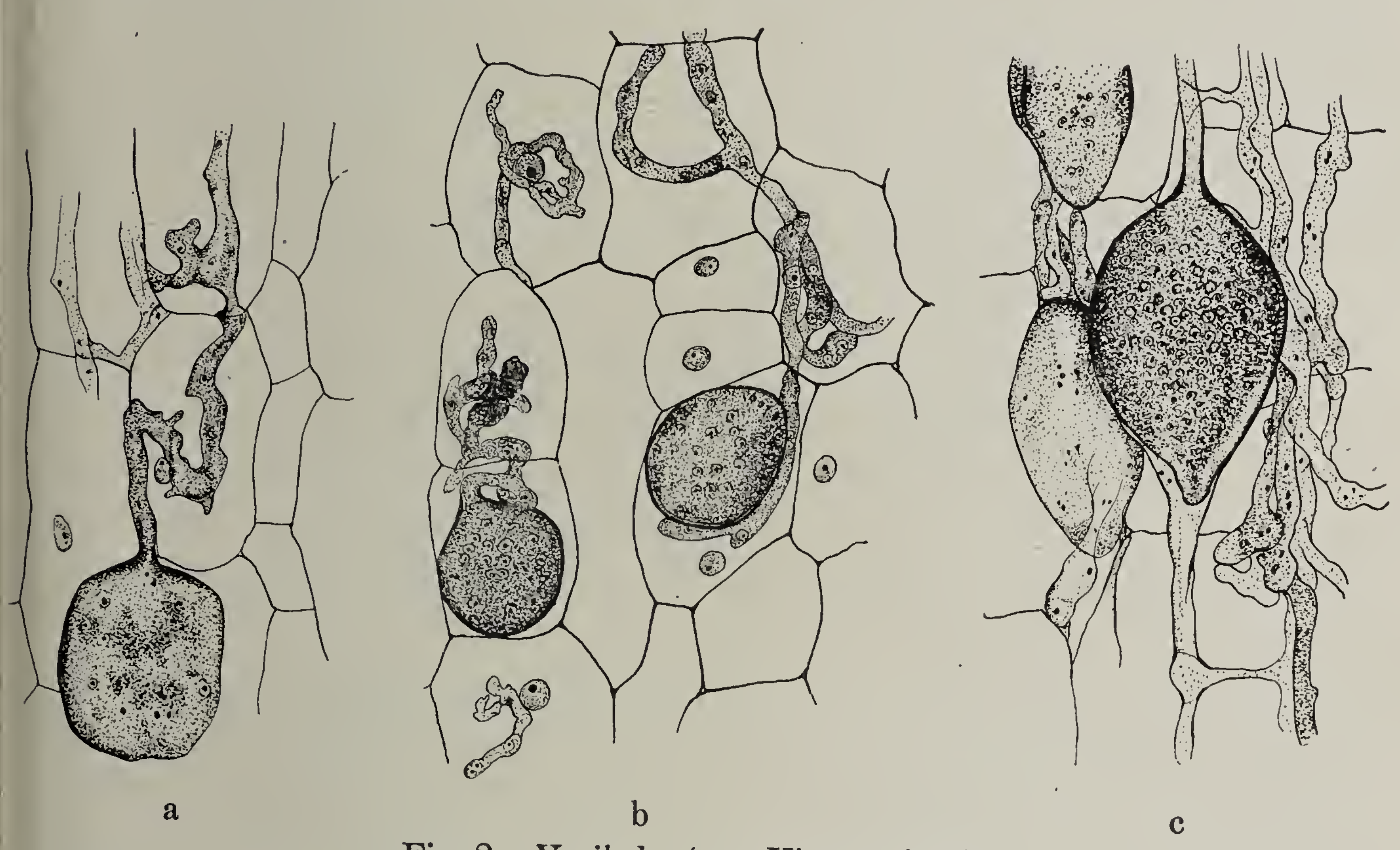


Fig. 2. Vesikeln (aus Vinca minor).
a terminal interzellulär. b terminal intrazellulär. c interkalar interzellulär.
Vergr. 322 mal.

Diese können nun auf die mannigfaltigste Art und Weise entstehen. Entweder sind sie inter- oder intrazellulär. Im letzteren Falle finden sich dann regelmäßig nur terminale, kleine Vesikel (Textfig. 2 b), während im ersten sowohl interkalare wie terminale gefunden werden (Textfig. 2 a und c). Es kann auch eine intrazelluläre Hyphe aus einer Zelle in einen Interzellularraum austreten

1) Vgl. auch West 43, Textfig. 6 b, S. 84.

und dann eine terminale Vesikel bilden, wie Textfig. 2a dartut. Busichs „Knäuelvesikel" habe ich in dem von mir untersuchten Material nicht gefunden.

Im Jugendstadium sind die Vesikeln dicht mit Protoplasma gefüllt und beherbergen eine große Anzahl von Kernen. Die Wand verdickt sich stark und färbt sich wieder intensiv mit Hämatoxylin. Allmählich verliert aber der dichte Inhalt seine Konsistenz und wird mehr seifenschaumartig, indem sich große Fettvakuolen bilden. Diese sind voneinander durch ganz dünne Protoplasmahäutchen, worin die Kerne eingelagert sind, getrennt. Die Anordnung der Vakuolen selbst ist sehr mannigfaltig, bald findet sich zentral eine dichte Protoplasmamasse mit den Kernen und außen herum die Vakuolen, bald ist es umgekehrt, oder aber es sind die Vakuolen, wie es meist der Fall ist, ziemlich gleichmäßig über das ganze Protoplasma des Vesikels zerstreut. Schließlich kann der ganze Inhalt wieder vom Pilz resorbiert werden, indem vom ehemaligen Vesikel nur mehr die leere Hülle zurückbleibt. Daß sich die Vesikeln mit einer Querwand gegen die Hyphe abschließen, konnte ich nur in den seltensten Fällen beobachten.

Was das Auftreten der Vesikeln in zeitlicher Verbindung mit Infektion und Jahreszeit betrifft, so habe ich bereits oben schon bemerkt, daß die Vesikeln vielfach die ersten Organe überhaupt sind, die der Endophyt im Wirt ausbildet. So ist es auch nicht wunderlich, daß sie sich am reichsten im Frühjahr bilden, wo auch die meisten Infektionen auftreten.

Wenn man eine Deutung der physiologischen Funktion der Vesikeln geben will, so erscheint mir als am weitaus wahrscheinlichsten die der temporären Stoffwechselspeicherung (Gallaud 16, S. 135). Ich selbst habe an Wurzeln, die zum Zweck der Isolierung des Wurzelpilzes in Agar gelegt waren, niemals ein Auskeimen der Vesikeln beobachtet (die Wurzelstücke wurden aus dem Agar herausgenommen und, nachdem sie mit dem Mikrotom geschnitten waren, mit Hämatoxylin gefärbt). Den beiden einzelnen Fällen, in denen eine „Keimung" von Vesikeln beobachtet wurde (Noël Bernard 2, S. 249) und Busich (7, S. 251), kann wegen ihrer Seltenheit keine große Bedeutung zugesprochen werden. Außerdem spricht für die oben vertretene Ansicht die Häufigkeit, mit der innerhalb der lebenden Wurzel leere Vesikel vorkommen, sowie die Tatsache, daß nur selten Querwände auftreten.

2. Die Arbuskeln.

Wichtiger als die Vesikeln sind im Leben der beiden „Symbionten" diejenigen Gebilde, denen G a l l a u d (16) den Namen „Arbuscules" gegeben hat (S. 224—226).

Er spricht von Arbuscules simples und Arbuscules composées. Wir finden beide Typen in der Mykorrhiza der Asclepiadaceen und Apocynaceen.

Der erste Typ ist immer terminal und entsteht dadurch, daß die interzellulären Infektionshyphen nach allen Seiten in die anliegenden Zellen hinein baumförmige Verästelungen treiben, mit denen das Weiterwachsen dieses Seitenastes abgeschlossen ist.

Der zweite Typ ist dadurch ausgezeichnet, daß intrazelluläre Hyphen, die zum Teil in Schlingen in den Zellen liegen, auch Arbuskeln ausbilden, während die Hyphenspitze schon bereits in die nächste Zelle eingedrungen ist, wo sich dasselbe Spiel wiederholen kann.



Fig. 3. Arbuskel in einer Wurzel-Rindenzelle von Vinca minor. Vergr. 788 mal.

Wie ein Arbuskel von Typ I aussieht, zeigt Textfigur 3. An Hand dieser Abbildung sei seine Entstehung kurz beschrieben.

Eine in longitudinaler Richtung die Wurzel durchlaufende interzelluläre Hyphe hat einen Seitenast in eine angrenzende Zelle getrieben, der sich infolge der veränderten Lebensbedingungen zunächst meist dichotom, dann aber in unregelmäßig bizarren Formen verzweigt und an diesen Auszweigungen wiederum kürzere, spitz zulaufende Ausstülpungen treibt, an deren Enden feine, sich stark mit Hämatoxylin tingierende, aus feinen Körnchen bestehende „Wölkchen" entstehen. Zuweilen tritt die Bildung der wolkenartigen Körnchenmassen schon viel früher auf, lange bevor sich das Arbuskel in der ganzen Zelle ausbreiten konnte.

Man bekommt bei genauerem Studium dieser Gebilde unbedingt den Eindruck, als ob die Hyphenspitzen geplatzt wären und ihren Inhalt in das Protoplasma der Wirtszelle ergössen. Es wird dabei zu Eiweißausfällungen kommen, da sich zunächst die beiden fremden Protoplasmamassen sicher nicht so gut vertragen, um sich ohne wei-

teres miteinander mischen zu können. Diese Eiweißausfällungen stellen sich als die Körnchen dar, die sich mit Hämatoxylin so intensiv färben.

Als Erklärung für das Platzen der Hyphen kann man zweierlei Ursachen anführen. In Anlehnung an Burgeff (6, S. 106) könnte man vermuten, daß die Pilzhyphen durch die Aufnahme des von ihnen durch ihr diastatisches Enzym freigemachten Zuckers nun nicht bloß wie bei den Orchideen ihren Durchmesser vergrößern, Anschwellungen und unregelmäßigen Wuchs zeigen, sondern schließlich auch infolge des hohen osmotischen Druckes, der durch die Zuckeraufnahme entstanden ist, einfach platzen und ihren Inhalt in die Wirtszelle ergießen.

Eine andere Art der Erklärung findet sich, wenn man berücksichtigt, welche Wirkung Säuren und Salze auf Pilzhyphen ausüben; ich habe hier speziell die Versuche im Auge, die kürzlich Úlehla und Moràvek (42) bei Basidiobolus ranarum angestellt haben. Und zwar sind es gerade niedere Säurekonzentrationen, wie sie auch im Zellsaft vorkommen, die das Platzen der Hyphenspitzen auslösen. Nach Höber (18) ist es eine bekannte Tatsache, daß viele Pflanzenzellen während ihres Lebens in ihrem Zellsaftraum reichlich freie Säuren bergen.

Um einigermaßen eine Stütze für die eben geäußerte Ansicht in der Hand zu haben, untersuchte ich, ob die Hyphenspitzen des isolierten Wurzelpilzes überhaupt in der Lage sind, bei einer bestimmten Säurekonzentration zu platzen. Auf exaktere Untersuchungen, wie sie von obengenannten Autoren ausgeführt wurden, muß ich leider verzichten.

Die Untersuchungsbedingungen sind hier wegen der Kleinheit der Hyphenspitzen besonders ungünstig. So ist es z. B. kaum möglich, feinere Einzelheiten wie kleine Risse in der Hyphenspitzen-Membran mit Sicherheit zu erkennen. Auch ist es technisch unmöglich, die Präparate in der Tiefe vollständig zu durchmustern, da nur mit starken Vergrößerungen gearbeitet werden kann. Ich verwandte den mit Burgeffscher Nährlösung auf 2%igem Rohrzuckeragar gezogenen Endophyten und prüfte sein Verhalten bei 0,1, 0,05, 0,01, 0,005, 0,001 n HCl.

Zur Untersuchung wurden hohlgeschliffene Objektträger verwendet und in den Ausschliff jeweils die entsprechende Lösung gebracht. Ein am Rand der Pilzkultur ausgestochenes Agarstück wurde auf ein Deckglas gebracht, das Deckglas aufgelegt und somit auch

das Agarstückchen mit dem Pilz in die Lösung getaucht. Da die Diffusionsgeschwindigkeit der H-Ionen in den Agar hinein unkontrollierbar ist, ergab sich eine andere Schwierigkeit, nämlich die Zeit anzugeben, die eine Hyphenspitze nach Einwirkung der Lösung braucht, um zu platzen. Infolgedessen wurde einfach das Resultat des Versuchs nach Verlauf einer Stunde kontrolliert. Das ist insofern nicht schwierig, als die herausgeflossenen Protoplasmamassen durch den Agar gewissermaßen in ihrer Lage fixiert werden, ähnlich wie das in der Wirtszelle durch das Wirtsprotoplasma geschieht.

Die Untersuchungen über diese „künstliche Wölkchenbildung" seien im folgenden kurz geschildert:

0,1 n HCl: Zahl der geplatzten Hyphen ca. 5 %.

Die herausgequollenen Protoplasten zeigen die von Úlehla und Moàvek bei 0,15 und 0,11 n HCl beschriebene Rosettenform.

0,05 n HCl: Zahl der geplatzten Hyphen ca. 10 %.

Die Ausflüsse sind mehr kugelig mit zahlreichen feinen Körnchen, die sich gut mit den an den Arbuskelspitzen entstehenden Protoplasmawölkchen vergleichen lassen. Der Durchmesser der ausgeflossenen Protoplasmamasse beträgt ungefähr das Dreifache des Hyphendurchmessers, d. i. 6 bis 8 μ.

0,01 n HCl: Zahl der geplatzten Hyphenspitzen etwas weniger als 10 %.

Wiederum kugelförmige körnchenreiche Protoplasmaergüsse.

0,005 n HCl: Zahl der geplatzten Hyphen ganz minimal und nicht mehr mit Sicherheit nachzuweisen.

0,001 n HCl: Zahl der geplatzten Hyphen 0.

Das Optimum dürfte demnach bei 0,025 n HCl liegen.

Bei auf anderem Nährboden gezogenem Pilz (1/2 norm. Knop mit 1% Dextrin und 1,5% Agar) wurde die optimale Verdünnung für das Platzen der Hyphenspitzen bei 0,05 n-Salzsäure gefunden. Es ist mit Sicherheiit zu erwarten, daß der Wurzelpilz, auf entsprechend anderen Böden kultiviert, auch noch ganz anders auf die verschiedenen Säurekonzentrationen reagiert, als soeben beschrieben wurde. Zum mindesten ließe sich der Prozentsatz der unter optimalen Bedingungen geplatzten Hyphen um ein Beträchtliches höher schrauben, um näher an die von Úlehla und Moràvek erreichten Sätze heranzukommen.

Was die Verdünnungen selbst anlangt, so werden in Wirklichkeit die oben angegebenen Werte zu hoch gegriiffen sein, da man berücksichtigen muß, daß durch das in die Lösung hineingebrachte Agarstück möglicherweise die Säurekonzentration erniedrigt wird. Die Verwendung von in Nährlösung allein ohne Agar gezogenem Pilz brachte auch wieder keinen Vorteil, da sich die Hyphen so zusammenlegten und miteinander verwirkten, daß die einwandfreie Beobachtung der Spitzen hinwiederum unmöglich wurde.

Ob man nun zur Erklärung der Plasmophyse auf reine Quellungsvorgänge zurückgreifen muß, oder ob man besser mit Stern (42) sogenannte negative Osmosen dafür verantwortlich macht, lasse ich dahingestellt.

Auf Grund der oben angeführten Tatsachen möchte ich vorschlagen, diesem Typ der endotrophen Mykorrhiza einen anderen Namen zu geben an Stelle des bisher gebräuchlichen. Denn der Name „Sporangiolenverpilzung" ist so irreführend, daß er wenigstens als Bezeichnung eines ganzen Mykorrhizatyps unbedingt fallen müßte. So schlage ich vor, in unserem Falle von „Plasmoptysen-Mykorrhiza" zu sprechen. Dieser Ausdruck ist sehr treffend, und ich übernehme ihn von A. Fischer (12), der ihn zum erstenmal für bestimmte Involutionsformen von Choleravibrionen gebraucht hat. Bei diesen, und genauer noch bei Vibrio proteus (13), hat er beobachtet, daß die Vibrionen unter gewissen Bedingungen (künstlich durch Einwirkung von Ammoniak) platzen, indem sich das ausgetretene Protoplasma kugelig abrundet. Garbowsky (17) hat dies auch auf osmotischem Wege bei in Jauche lebenden Vibrionen erreicht; leider macht er keine genaueren Angaben darüber, welcher Art diese osmotischen Mittel sind. Jedenfalls ist es aber für die Namensgebung nicht von Belang, ob dies Platzen ein negativ osmotischer oder ein reiner Quellungsvorgang ist.

3. Übergangsstadien zur Sporangiolenbildung.

Hat sich ein reichverzweigtes Arbuskel gebildet (Textfig. 3), dann wird bald die Wirtszelle in ihrer ganzen Ausdehnung von einer Unzahl der erwähnten kleinen Körnchen ausgefüllt, die bei intensiver Färbung mit Hämatoxylin so dicht sind, daß man den Kern der Wirtszelle sowie die Pilzhyphen nur mehr undeutlich oder überhaupt nicht mehr unterscheiden kann. Bald sieht man, daß sich aus diesem körnigen Plasmagemisch einer oder mehrere oft ziemlich scharf umrissene dunkle Körnchen differenzieren (s. Taf. VII, Fig. 6 u. 7).

Darum herum findet sich oft ein eigentümlich heller Hof, der stark lichtbrechend ist[1]). Diesen Vorgang könnte man mit jenem vergleichen, der bei den Orchideen als Klumpenbildung beschrieben ist (Burgeff (4), S. 112—114), ohne aber damit von vornherein sagen zu müssen, daß hier auch eine Verdauung mit Vorteil für den Wirt im Spiel ist. Das Ganze ist zunächst als nichts anderes aufzufassen, als ein Versuch des Wirtszellprotoplasten, sich mit dem eingedrungenen artfremden Plasma des Pilzes auseinanderzusetzen bzw. es unschädlich zu machen. Denn es ist doch sicher als eine Schädigung zu betrachten, wenn einer Zelle plötzlich ganz fremdes Protoplasma samt Kernen injiziert wird und dazu in einer Menge, die vielleicht an die gesamte Protoplasmamenge der Wirtszelle heranreicht. Man bedenke nur, wenn der Vergleich erlaubt ist, welche verheerende Wirkungen durch Spuren artfremden Blutes bei Wirbeltieren ausgelöst werden. Also haben wir doch eine „maladie“, aber keine „bienfaisante“, wie Noël Bernard (1) sagt.

Aber auf einen anderen wesentlichen Unterschied, der gar keinen weiteren Vergleich mit der Orchideenmykorrhiza erlaubt, möchte ich noch hinweisen. Bei dieser tritt nie freies Pilzplasma mit dem Wirtsplasma in unmittelbaren Kontakt, sondern der eingedrungene Pilz wird, ohne daß sein Plasma aus der Hyphenwand herausquillt, im ganzen ausgesogen und zu den bekannten „Klumpen“ zusammengeballt. Das ist ein fundamentaler Unterschied, der bei Vergleichen mit der Orchideenmykorrhiza sowie bei der Frage nach dem Vor- und Nachteil der „Symbiose“ nicht hoch genug gewertet werden kann.

Die Sporangiolen.

Aus den eben erwähnten stark gefärbten und meist scharf umrissenen Körpern gehen die sogenannten Sporangiolen hervor[2]). Diese stellen also das Endergebnis des Kampfes dar, den Pilz und Pflanze miteinander zu bestehen haben (s. Taf. VII, Fig. 9).

---

1) Es ist nicht unmöglich, daß dieser helle Hof ebenso ein Fixierungsartefakt ist wie der Hof um den Nukleolus (vgl. S. 423).

2) Janse (20) hat diesen Namen eingeführt. Er ist leider sehr unglücklich gewählt, weil er zu falschen Vorstellungen Veranlassung gibt. Diese Gebilde haben natürlich mit irgendwelchen Sporangien gar nichts zu tun. Und Sporangiolen im eigentlichen Sinne sind auch wieder Sporangien, die von den gewöhnlichen nur durch ihre Kleinheit und wenigsporigen Inhalt unterschieden sind. Es ist also nur die äußere Ähnlichkeit, die Janse zu dieser Namensgebung veranlaßt hat. Es wäre sehr zu wünschen, wenn diese irreführende Bezeichnung ausgemerzt würde; aber leider muß ich gestehen, daß ich keinen wirklich guten Ersatz dafür gefunden habe.

Die Arbuskeln bilden also auch hier, wie Gallaud (16) beschreibt, ein Übergangsstadium zur Sporangiolenbildung. Zuletzt verkleinern die Sporangiolen ihre Ausmaße immer mehr und sind schließlich nur mehr als ein paar kleine, stark gefärbte, oft ohne Zusammenhang in der Zelle liegende Körperchen zu finden. Die Zelle füllt sich wieder mit Stärke; eine Neuinfektion ist wohl möglich, ich habe aber eine solche mit Sicherheit nicht nachweisen können.

Irgendeine Struktur sowie geformte Bestandteile innerhalb der Sporangiolen, z. B. die „spérules" Janses (20, S. 157) konnte ich nicht auffinden. Im Gegenteil, die Sporangiolen selbst machen einen durchaus ungeformten und undifferenzierten Eindruck, wie es ihre Entstehung aus den zusammengeschrumpften Pilzresten nicht anders erwarten läßt. Die Sporangiolen der Asclepiadeen und Apocyneen sind, wenn man sie nun einmal unter eine Kategorie stellen will, am passendsten zu dem ersten von Gallaud beschriebenen Typ zu rechnen (16, S. 232). Bei Nachfärbung mit Eosinnelkenöl nehmen die älteren eine tiefrote Farbe an; doch kommen innerhalb ein und derselben Zelle Sporangiolen vor, die sich noch stark mit Hämatoxylin färben, und solche, die sich bereits mit Eosin röten. Zellulose konnte ich jedoch nicht finden, wenigstens hat die Chlorzinkjod-Reaktion immer nur Gelbfärbung ergeben. Jodschwefelsäure, Phlorogluzinsalzsäure, Millons Reagens und Xanthoproteïn-Reaktion zeitigten auch keine Resultate. Nur mit Jodjodkali und Eosin mit nachfolgender Differenzierung in Glyzerin ergab sich eine positive Eiweißreaktion. Woher nun dieses Eiweiß stammt, ob vom Wirt oder dem Pilz, läßt sich schwer entscheiden. Ersteres ist nicht unmöglich. Ich erinnere an die „Kappenbildung", die Zweigelt (47, S. 306) als eine Reaktion auf das giftige Speichelsekret saugender Blattläuse beobachtet hat. Die Abwehr erfolgt hier nicht, wie in den meisten anderen Fällen von Parasitismus, durch mechanische Mittel (Zellulosekappen und ähnliches), sondern es scheinen hier auch chemische Vorgänge eine Rolle zu spielen. Denn die Kappen stehen mit dem Protoplasma der Zellen, denen sie angehören, in direktem organischen Zusammenhang, indem das Protoplasma einfach in sie übergeht.

Busich (7) schreibt S. 252, in Anlehnung an Janse (20, S. 159), daß bei den Asclepiadeen die Auflösung der Sporangiolen in die Körnchenmassen oder „granules" zweifellos sei. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen; denn nach Vorausgehendem ist doch die Körnchenbildung unmittelbar nach dem Platzen der Ar-

buskeln das Primäre und die Unschädlichmachung und Verarbeitung dieser Plasmakörnchen samt den übrigen Pilzresten durch Umwandlung der letzteren in die kompakteren Sporangiolen das Sekundäre. Die Sporangiolen erscheinen in den hier untersuchten Fällen als keine organisierte, sondern als eine bereits desorganisierte Materie und bestehen wohl in der Hauptsache aus der kollabierten Pilzmembran.

Ihrer Entwicklungsgeschichte nach sind die Sporangiolen in ihrer lokalen Verbreitung innerhalb der Wurzel an das Auftreten der Arbuskeln gebunden. Während ich in der ersten auf die Exodermis folgenden Rindenzellschicht eigentlich niemals Sporangiolen fand (ausgenommen Apocynum cannabinum), kann man nicht sagen, daß es sonst Rindenzellen gibt, wo sie nicht vorkommen. So darf auch hier nicht von einer bestimmten „Pilzwirtzellschicht“ und „Verdauungszellschicht“ wie bei den Orchideen gesprochen werden. Eine Bevorzugung im Auftreten der Arbuskeln und Sporangiolen der innersten, an die Endodermis grenzenden Rindenzellschichten ist jedoch nicht von der Hand zu weisen.

Noch eine Frage drängt sich auf. Wie kommt es, daß an Infektionsstellen nur in einer gewissen Entfernung davon (mindestens 2 Zellschichten, s. Textfig. 1 und Taf. VII, Fig. 5) die sogenannten Verdauungsstadien auftreten? Hier werden niemals Arbuskeln gebildet, während sie sonst mitunter auch in der 2. Rindenzellschicht schon recht häufig sind. Dafür ist wohl der Umstand verantwortlich zu machen, daß die Infektionshyphe hier noch ihre derbe Wand vom Außenmyzel her besitzt, derzufolge sie den veränderten Bedingungen im Inneren des Wirtes noch eine Zeitlang zu widerstehen vermag, bis sie alllmählich weiter im Inneren endgültig ihre derbe Wand verliert.

W. Magnus (25, S. 256) hat auch schon bei Neottia auf diese Erscheinung hingewiesen. Er sagt: „. . . bald nach dem Eindringen des Pilzes übt der Protoplast der Verdauungszelle seine korrumpierende Wirkung aus. Der Pilz wird in dem üppigen Medium veranlaßt, die starke Membran nicht mehr zu entwickeln. Hat er sich einmal dieses Schutzes begeben, entflieht er nie mehr dem Grabe der Zelle“.

IV. Zur Cytologie der infizierten Wirtszellen.

Das Verhalten der Kerne in den von dem Pilz befallenen Wirtszellen, besonders in den sogenannten „Verdauungszellen“, hat von jeher das Interesse der Mykorrhizenforscher erregt.

Bei der von uns untersuchten Mykorrhiza ist auffallend, daß sich der Kern lange nicht den weitgehenden Veränderungen unterzieht, wie sie z. B. Burgeff bei den Orchideen schildert. Auch darin zeigt sich schon sehr deutlich, wie vorsichtig man sein muß, wenn man die Frage nach dem Wert der Sporangiolenverpilzung in Analogie mit der Klumpenverpilzung der Orchideen zu lösen versucht.

An Hand der vergleichenden Tabelle über Kern und Nukleolengröße (S. 424) sei diese Erscheinung bei Vinca minor genauer besprochen. Das Wurzelmaterial wurde mit Juelschem Gemisch fixiert und mit Heidenhains Hämatoxylin gefärbt.

Was die Struktur des Kerns selbst betrifft, so ist eine gewisse Hyperchromatie beim Eindringen des Pilzes in die Zelle vorhanden. Von Faber (11) hat in Zellen von Rubiaceenblättern, die dem Bakterienherd zunächst lagen, ebenfalls hyperchromatische Kerne beobachtet und glaubt, daß dies mit der Produktion von Stoffen zusammenhinge, die eine Art von „Gegengift" gegen die zerstörende Wirkung der Bakterien bilden.

Shibata (37, S. 353) führt die Hyperchromatie auch nicht bloß auf Überernährung zurück, sondern glaubt analog zu Fabers Erklärung, daß die reichlich produzierten und ausgeschiedenen Nukleïnkörper Anteil an der Produktion von Enzymen nehmen, durch die das Zellplasma sich der Pilzmasse bemächtigt und sie völlig verdaut.

Diese Ansicht läßt sich sehr gut vereinbaren mit den Ausführungen, die ich über die Arbuskeln und deren Platzen gemacht habe, besonders, wenn man bedenkt, daß es sich zunächst doch nur um eine Unschädlichmachung des eingedrungenen fremden Protoplasten handelt und in zweiter Linie erst vielleicht um eine sogenannte „Verdauung".

Der normale Kern von Vinca minor enthält fast durchweg nur einen einzigen Nukleolus; zwei Nukleoli habe ich auch in Kernen stark infizierter Zellen nur äußerst selten gefunden, mehr als zwei überhaupt niemals. Bei der einzigen genauer untersuchten Plasmoptysen-Mykorrhiza [Kusano (23, S. 23)] tritt eine Fragmentation in mehrere kleine Nukleoli auf.

Die äußere Gestalt des Kerns ist fast in allen Fällen im optischen Schnitt oval, die lange Achse meist in longitudinaler Richtung zur Zelle eingestellt. In der Regel ist der Kern auch in der Mitte der Zelle angeordnet, seltener in der Nähe der Zellwand. Der Nu-

kleolus ist immer eine Kugel. Der sogenannte helle Hof um ihn herum [Tischler (40, S. 81—82)] ist auch hier zu finden und wird als Fixierungsartefakt aufzufassen sein.

In lebhaft tätigen Arbuskel- und Sporangiolenzellen kann der Kern bisweilen eine mehr birnförmige Gestalt annehmen.

Eine Untersuchung der Größenverhältnisse von Kern und Nukleolus bietet manches Interessante (vgl. Tabelle S. 424).

Die Verkleinerung des Kerns von infizierten Durchlaßzellen im Vergleich zu den nicht infizierten soll nicht weiter zur Diskussion gestellt werden, weil die Anzahl der an infizierten Zellen gemachten Kernmessungen eine zu geringe ist, um daraus wichtigere Folgerungen ziehen zu können.

Anders bei den Rindenzellen. Wie die Tabelle zeigt, erreicht der Kern sein Maximum an Größe in den Zellen mit Arbuskeln und Plasmoptyse (Rubrik IV), um dann bei der Sporangiolenbildung abzunehmen, ohne aber seine frühere Kleinheit wieder zu erreichen. Die Vergrößerung des Nukleolus geht nicht parallel mit der des übrigen Kerns, sondern erreicht ihr Maximum erst, wenn die Kerngröße schon wieder abgenommen hat, also in den Rindenwurzeln mit jungen Sporangiolen (Rubrik V). Mit Erreichen des Sporangiolenendstadiums erfolgt aber auch rapide Reduktion des Nukleolus, und seine frühere Größe wird sogar etwas unterschritten (Rubrik VI).

Das Wichtigste ist, daß der Nukleolus seine Größe so lange behält, als die größte Stoffwechseltätigkeit in der Zelle herrscht (Rubrik V), während der Kern selbst anscheinend nicht unmittelbar mit dieser Tätigkeit in Zusammenhang steht, nachdem er sich zu diesem Zeitpunkt schon wieder bedeutend verkleinert hat.

Wenn nun bereits genau bekannt wäre, welche Bedeutung dem Nukleolus und dem Kerne zukommt, so könnte man aus dem Verhalten der beiden auf den Wert der Mykorrhiza schließen. Oder umgekehrt! Das letztere erscheint nicht aussichtslos, nachdem die physiologische Wirkung des Hyphenplatzens an den Arbuskeln für den Wirt zunächst doch als eine krankhafte zu bezeichnen ist.

Eine sehr gute Zusammenstellung sämtlicher Ansichten über die Bedeutung des Kernkörperchens findet sich in Tischlers Pflanzenkaryologie (40, S. 72—87). Tischler selbst stellt sich auf den Standpunkt, daß man aus der Gesamtheit aller Untersuchungen über die Natur des Nukleolus höchstens Indizien für die Reservestoffnatur dieses Gebildes entnehmen könnte, während

Haecker und neuerdings Lundegardh die Exkretionstheorie vertreten.

Ganz neutral kann man sicher behaupten, daß der Nukleolus eine Sammelstelle für Stoffwechselprodukte ist. Die Widersprüche, die sich bei den einzelnen Forschungsergebnissen herausgestellt haben, lösen sich, wenn man berücksichtigt, daß der Organismus regulationsfähig ist. Und so wird der Nukleolus das eine Mal mehr als Reservestoffbehälter, das andere Mal mehr als Exkretbehälter funktionieren.

Vergleichende Tabelle über die Größe der Kerne und Nukleolen.

	I. Durchlaßzellen nicht inf.		I. Durchlaßzellen infiziert		II. Rindenzellen nicht infiziert		III. Rindenzellen mit Pilzschlingen ohne Arb. u. Sp.	
	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite
Kern	6,2	5,0	5,8	4.8	5,1	3,9	5,6	4,9
Nukleolus .	1,6		1,5		1,3		1,4	

	IV. Rindenzellen mit Arbuskeln und Plasmoptyse		V. Rindenzellen mit jungen Sporangiolen		VI. Rindenzellen mit Sporangiolen-Endstadium	
	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite
Kern	8,3	6,6	6,1	5,8	6,1	5,3
Nukleolus .	2,7		2,9		1,2	

Die Zahlenwerte sind in μ ausgedrückt. Es wurden immer 7 beliebige Kerne aus den entsprechenden Zellen herausgegriffen und das Mittel berechnet (ausgenommen die Kerne der infizierten Durchlaßzellen von Rubrik I; hier konnte ich in meinen sämtlichen Präparaten nur 4 Zellen finden, wo sich der Kern einwandfrei beobachten ließ). Die Beobachtungen und Messungen wurden mit Ausnahme der letzten Rubrik alle an ein und derselben Pflanze vorgenommen, um etwaige Variationsmöglichkeiten in der Kerngröße bei Pflanzen verschiedener Standorte gänzlich auszuschalten. Als Material für Rubrik I—V diente Vinca minor von Ruine Heimenhofen (Allgäu), fixiert im April 1922; für Rubrik VI Vinca minor aus dem Nymphenburger Park vom Oktober 1921.

Was läßt sich nun aus seinem Verhalten bei der Plasmoptysen-Mykorrhiza schließen?

S. 419 habe ich von einer Giftwirkung beim Platzen der Arbuskeln gesprochen. Die Unschädlichmachung und Verarbeitung des

eingedrungenen fremden Protoplasten hat einen enormen Stoffwechsel in der Zelle zur Folge. Der Kern vergrößert sich um ein Drittel seines früheren Wertes und der Nukleolus um mehr als die Hälfte. Die Hypertrophie des Zellkerns sowie die Hyperchromatie kann man mit der Giftwirkung des eingedrungenen fremden Protoplasten in Beziehung setzen (Rubrik IV). Dafür sprechen auch analoge Erscheinungen bei anderen Objekten, z. B. die Kernhypertrophien, die durch das giftige Speichelsekret saugender Blattläuse verursacht werden [Zweigelt (51, S. 309)]. Wichtig ist, daß die Hypertrophie im selben Moment zurückgeht, wo die Wirkung des Giftes paralysiert ist, also bei unserer Mykorrhiza in den Zellen mit beginnender Sporangiolenbildung (Rubrik V).

Der Nukleolus hat während dieser Zeit hauptsächlich die Rolle eines Exkretbehälters gespielt; von einer bedeutsamen Anhäufung von Reservestoffen während dieser Periode der Abwehr kann sicher nicht die Rede sein. Nun nimmt er aber noch weiterhin an Größe zu, während die Ausmaße des Gesamtkerns schon wieder im Schwinden begriffen sind (Rubrik V). Jetzt erst, wo der eingedrungene Pilzprotoplast unschädlich gemacht ist, kann vielleicht von einer Verwertung der injizierten Pilzmasse gesprochen werden. Die weitere Steigerung der Nukleolusgröße aber von jetzt an bis zu dem Augenblick, wo bereits die ersten Sporangiolen hervortreten, deutet darauf hin, daß der Nukleolus während dieser „Assimilationstätigkeit" nun hauptsächlich als Reservestoffbehälter funktioniert. Sobald nämlich dieser Prozeß, der von den früheren Autoren als Verdauung bezeichnet wurde, völlig eingestellt ist (Sporangiolenendstadium, Rubrik VI), wird der Nukleolus sofort wieder auf sein früheres Ausmaß reduziert. Die Stoffe, die in ihm aufgehäuft waren, sind nun abgeführt.

Experimentelle Untersuchungen auch anderer Objekte mit dem Zweck, Kern und Nukleolus durch entsprechende Ernährung der Wurzeln (Preßsaft des isolierten Wurzelpilzes u. a. m.) zu beeinflussen, sollen in der Zukunft angestellt werden. Es besteht Aussicht, dadurch nicht bloß ein klareres Bild über den Wert der Mykorrhiza zu gewinnen, sondern auch ein Licht auf die Tätigkeit des Zellkerns und des Nukleolus zu werfen.

Nachträglich kommt mir eine Mitteilung von A. Maige (27) in die Hände, der sich bereits eine ähnliche Frage gestellt hat. Leider sind die angeführten Versuche zu ungenügend, um wichtigere Schlüsse daraus ziehen zu können. Er verwendet Embryonen und Stücke isolierter Sprosse und behandelt sie mit Saccharoselösungen

bestimmter Konzentration verschieden lange Zeit. Für die Analogie mit unserer Mykorrhiza ist es von Interesse, daß dadurch eine bedeutende Vergrößerung des Kerns und des Nukleolus erreicht wird, und zwar ist diese Erscheinung auch hier beim Nukleolus ausgesprochener als beim übrigen Kern. Mit steigender Konzentration steigt auch die Größe von Kern und Nukleolus. Genauere Angaben über die Wirkung anderer organischer Substanzen stehen leider noch aus. Jedenfalls läßt sich aber auch auf Grund dieser wenigen Versuche annehmen, daß der Nukleolus in der Hauptsache als Reservestoffspeicher aufzufassen ist.

V. Pilz und Wurzelwachstum.

Es schien auch von Interesse, zu wissen, wann bei Vinca minor das Hauptwurzelwachstum einsetzt, ferner, ob gewisse Beziehungen bestehen zwischen Pilz und Wurzelwachstum. Meine Untersuchungen darüber haben aber nur einen vorläufigen und mehr orientierenden Charakter, da es mir aus äußeren Gründen zunächst nicht möglich war, eine größere Versuchsreihe anzustellen.

Zum ersten Punkt sei bemerkt, daß das Haupt-Wurzelwachstum in den Monaten April—Mai vor sich geht, etwas später setzt dann reichliche Ausläuferbildung ein, die Ende Juni langsam abflaut. Während dieser Zeit bilden Vinca-Stecklinge, die in Wasserkultur oder feuchtem Sand gehalten werden (zu sterilen Zwecken), auch sehr willig Adventivwurzeln.

Schon bei Beobachtung der Vincawurzeln für eben erwähnten Zweck war aufgefallen, daß manche Wurzeln im Wurzelkasten plötzlich nicht mehr der Glaswand entlang wuchsen, sondern ihre Richtung horizontal veränderten, in einem mehr oder weniger großen Winkel zur annähernd vertikalen Glaswand. Meist waren sie dann auch später nicht mehr aufzufinden.

Dies veranlaßte mich, nebeneinander infizierte und nicht infizierte Pflanzen unter sonst gleichen Bedingungen zu untersuchen.

Für den Versuch ohne Mykorrhiza wurden zwei Pflanzen aus steriler Wasserkultur verwendet, deren Hauptwurzel bereits kleine Seitenwurzeln 1. Ordnung gebildet hatten. Für den Parallelversuch mit Mykorrhiza entnahm ich zwei Pflanzen dem Standort im Nymphenburger Park, was sich aber als unzweckmäßig erwies.

Die Böden für beide Versuche bestanden aus Nymphenburger Erde und wurden vorher bei $1\frac{1}{2}$ atm. Druck 30 Minuten sterilisiert. Der Boden für den Versuch mit Mykorrhiza mußte auch sterilisiert

werden, damit in beiden Fällen annähernd die gleichen Bedingungen herrschen, besonders was die Aufschließung des Bodens durch das Sterilisieren betrifft. Nur gab ich für den Versuch mit nicht sterilen Pflanzen dem bereits sterilisierten Boden noch 5 % infizierte Standortserde sowie 1 % zerhackte Vincawurzeln zu, also nur so viel, daß die Qualität der beiden Böden doch ungefähr die gleiche blieb. Angesetzt wurde der Versuch im Südhaus des Instituts am 26. April 1922. Jeden Morgen wurde mit abgekochtem Wasser gegossen, und am 8. Mai mit Markieren begonnen, von da an wurde jeden dritten Tag markiert.

Die beiden infizierten Pflanzen machten bald Schwierigkeiten, wuchsen sehr schlecht und gaben Anzeichen des Verwelkens. Ich nahm sie heraus und fand, daß die Wurzelspitzen bräunlich verfärbt waren. Daß aber nicht der Pilz infolge der durch die Bodenaufschließung erhöhten Virulenz die Ursache war, zeigten Mikrotomschnitte. Der Grund wird jedenfalls in anderweitigen, nicht kontrollierbaren Ernährungsstörungen zu suchen sein.

Als Ersatz dafür nahm ich zwei Pflanzen aus einer gewöhnlichen Wasserkultur, die an Größe und Ausmaß des Wurzelsystems die beiden anderen sterilen sogar übertrafen, sterilisierte den bereits verwendeten Boden nochmals, um diesmal 10 % infizierte Standortserde beizugeben (26. Mai 1922). So glaube ich auch den Vorsprung der beiden sterilen Pflanzen, was Gesamtentwicklung anlangt, wettgemacht zu haben, außerdem standen nur mehr Pflanzen zur Beobachtung, die beide schon längere Zeit in Wasserkultur gestanden hatten, was auch einen besseren Vergleich erlaubt.

Das Resultat der Messungen, die sich bis in den Juli hinein erstreckten, sei kurz im folgenden angegeben.

Versuch I ohne Mykorrhiza in pilzfreiem Boden.

Die Wachstumsdauer der Hauptwurzel kann nicht zum Vergleich mit jener von Versuch II herangezogen werden, da sie mit einem anfänglichen Tageszuwachs von 5,3—6,2 mm, der allmählich auf 2,5 mm zurückging, bald am Grunde des 30 cm hohen Wurzelkastens angelangt war.

Bei den Seitenwurzeln 1. Ordnung ist das Zuwachsmaximum mit ca. 3,5 mm täglich ganz deutlich an den Anfang der Wachstumsperiode gerückt, fällt nach dem 9. Tage auf 1,1 mm, um nochmals nach weiteren 9 Tagen ein zweites Maximum von 2,2 mm zu

verzeichnen; von da an nach 21 Tagen wird das Wachstum überhaupt eingestellt.

Versuch II mit Mykorrhiza in infiziertem Boden.

Das Zuwachsmaximum der Hauptwurzel ist hier mit 9 mm täglich (nach dem 9. Tag) durchaus an den Anfang gestellt, dann tritt rapides Fallen ein, und nach darauffolgenden 12 Tagen wird das Wachstum vollständig eingestellt.

Bei Beobachtung der Seitenwurzeln machte sich das bereits erwähnte, Richtung ändernde Wachstum sehr unangenehm bemerkbar. Nur in wenigen Fällen konnte ich eine kontinuierliche Beobachtung anstellen. Das Maximum ist auch hier mehr an den Anfang verschoben, aber mit 4 mm täglich, um dann ebenso rasch zu sinken, bis nach 15 Tagen kein Wachstum mehr zu verzeichnen ist.

Also beträgt die Gesamtwachstumsdauer der Seitenwurzeln ca. 15 Tage im infizierten Boden im Gegensatz zu 39 Tagen im pilzfreien Boden!

Inzwischen hatten die beiden Pflanzen von Versuch I zahlreiche Ausläufer gebildet, die gerade anfingen, sich zu bewurzeln. Einen davon nahm ich heraus und setzte ihn in den Wurzelkasten mit infizierter Erde, um ihn mit den Sterilen zu vergleichen. Als neues Ergebnis, soweit man sich bei einem einzigen Versuch überhaupt darauf stützen darf, zeigte sich, daß der Ausläufer im pilzfreien Boden sich in vertikaler Richtung sehr kräftig entwickelte, während der Ausläufer im infizierten Boden sein Wurzelsystem mehr in horizontaler Richtung ausbreitete, indem unmittelbar unter der Bodenoberfläche sehr zahlreiche Seitenwurzeln 1. Ordnung entstanden. Diese begannen sofort ihrerseits wieder Seitenwurzeln 2. Ordnung zu bilden, während im ganzen Wurzelsystem des Ausläufers im pilzfreien Substrat keine einzige Seitenwurzel 2. Ordnung beobachtet werden konnte!

Kurz zusammengefaßt, darf man nach obigen Versuchen wenigstens vermuten, daß die Mykorrhizapilze bei Vinca letzten Endes eine wachstumhemmende Wirkung ausüben[1]. Sicher ist dies für solche Wurzeln, die unmittelbar hinter der Spitze infiziert werden. Hier können an Mikrotomschnitten keine Zellteilungen mehr beobachtet werden (s. Textfig. 1). In diesem Falle wird das Wurzel-

1) Vgl. auch Frank (16, S. 259), der an unverpilzten und verpilzten Saugwurzeln der Buche eine ähnliche Beobachtung macht, die er allerdings in anderem Sinne ausbeutet.

system durch dahinter entstehende Wurzeln 1. bzw. 2. Ordnung fortgesetzt, ohne daß sich die neue Wurzel gerade in die Richtung der alten einzustellen braucht. Daher rührt auch der eigenartige, oft sympodial anmutende Habitus infizierter Vincawurzeln im Vergleich zu nicht infizierten, die immer streng monopodial aufgebaut sind.

Das Gesamtbild, das die Wurzelsysteme der beiden Versuche im September zeigten, ist folgendes.

Bei Versuch I ist das ganze Erdreich sehr regelmäßig nach allen Richtungen in der Tiefe und in der Breite von den Wurzeln durchwachsen, so daß also kein Fleckchen übrigbleibt, das nicht von Wurzeln durchzogen wäre, besonders in den tieferen Schichten.

Bei Versuch II im verpilzten Boden ist die Verteilung sehr unregelmäßig und die Richtung, in der die einzelnen Wurzeln wachsen, gar nicht konstant. Während z. B. bei Versuch I auch die Seitenwurzeln 1. Ordnung in genügender Entfernung von der Hauptwurzel sich genau positiv geotropisch verhalten, halten die Seitenwurzeln 1. Ordnung hier keine bestimmte Richtung ein.

Im Substrat von Versuch II war der Pilz nicht gleichmäßig verteilt, die Pilzhyphen konnten mit einer guten Lupe unter der Glaswand beobachtet werden. Daß diese zum wahren Endophyten gehörten, kann daraus geschlossen werden, daß Stichproben aus diesem Revier stark verpilzte Wurzeln ergaben. Interessant ist, daß der Pilz sich nur innerhalb eines bestimmten Umkreises um die Wurzeln herum auffinden ließ, während da, wo noch keine Wurzeln waren, auch keine Hyphen zu entdecken waren. Dies läßt auf eine Abhängigkeit des Außenmyzels vom Wirte schließen.

Das Wurzelsystem war da, wo sich der Pilz befand, bedeutend schwächer ausgebildet als an anderen Stellen, wo man die Hyphen mit der Lupe nicht nachweisen konnte. Da aber immer nur ein bestimmter Prozentsatz von Wurzeln verpilzt ist, können die übriggebliebenen unverpilzten dennoch bis zu einem gewissen Grade auch die tieferen Erdschichten erreichen. Wenn nämlich sämtliche Wurzeln infiziert würden, könnten die Wurzeln sich überhaupt nicht vertikal ausbreiten; denn der Pilz hält sich, da er sauerstoffbedürftig ist (vgl. B u r g e f f (6), S. 41 und S. 438 der gegenwärtigen Arbeit), nur in den oberen Bodenschichten auf und würde so jedes Tieferdringen verhindern.

Schließlich hatten sich die oberirdischen Pflanzenteile der beiden Versuche allmählich, was Üppigkeit des Wachstums anlangt, recht unterschiedlich entwickelt.

Die beiden Exemplare von Versuch I ohne Mykorrhiza waren ungemein kräftig entwickelt, hatten zahlreiche Ausläufer gebildet, während die beiden infizierten Pflanzen im Vergleich dazu ziemlich kümmerlich aussahen und teilweise auch in der Ausbildung und Größe der Blattspreite hinter den anderen zurückblieben. Diese hatten bis 18. Aug. 1922 insgesamt nur 41 fertige Blattpaare ausgebildet, während bei jener 140 gezählt werden konnten. Taf. VII, Fig. 1 und 2 zeigt den Stand der Entwicklung am 1. Okt. 1922. Die beiden Bilder erlauben einen direkten Vergleich, da die beiden Versuchsobjekte mit dem gleichen Apparat in der gleichen Entfernung aufgenommen wurden. Die nicht infizierten Pflanzen taten sogar den Gefallen, im Herbst zu blühen. Nach der Theorie von Klebs und Goebel über Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Verhältnis der Assimilate zu den Nährsalzen könnte man vermuten, daß der Endophyt es der Wirtspflanze am natürlichen Standort nur einmal im Jahre erlaubt, zu blühen, indem er infolge seines großen Stärkeverbrauchs während der übrigen Zeit jenes Verhältnis zugunsten der Nährsalze verschiebt. Dagegen wäre aber zu erwägen, daß der Stärkevorrat von ungefähr einem Drittel des ganzen Wurzelsystems unangetastet bleibt, nachdem durchschnittlich nur zwei Drittel von allen Wurzeln verpilzt sind.

Man wäre vielleicht versucht, auf Grund dieser Ergebnisse allgemein zu behaupten, die Mykorrhiza sei bei Vinca wirklich bloß reiner Parasitismus. Doch ist Vorsicht am Platze, besonders wenn man die Ausführungen Stahls (38) und Wiesners (45) über den Lichtgenuß berücksichtigt. Danach kann eine Pflanze wohl besser ohne Mykorrhiza gedeihen, wenn ihr Lichtgenußminimum höher geschraubt wird. Somit würde nur in diesem speziellen Falle die Mykorrhiza überflüssig und damit auch schädlich. Nun hatten die Versuchspflanzen in der Tat ein höheres Lichtgenußminimum, als es ihnen in der freien Natur dargeboten ist, so daß die Stahlsche Nährsalztheorie sich wohl auch mit diesem Ergebnis vereinbaren ließe, wenn nicht die geringe Anzahl der Pilzverbindungen nach außen gegen eine reichlichere Nährsalzzufuhr vermittelst der Pilzhyphen selbst zu sprechen schiene. Doch darüber im folgenden Kapitel.

VI. Die Verteilung des Endophyten innerhalb der Wirtspflanze und die Frage der Stoffleitung mittelst der Kommunikationshyphen.

Bei der Frage nach Vor- und Nachteil bzw. Wertlosigkeit der Verpilzung spielt auch die Verteilung des Pilzes innerhalb der Wirts-

pflanze sowie die Zahl der Verbindungen des Außenmyzels mit dem Innenmyzel eine gewichtige Rolle.

Im April 1922 habe ich eine junge, aus einem Ausläufer entstandene Vinca minor daraufhin untersucht und sämtliche Wurzelspitzen mit dem Mikrotom geschnitten. Das ganze Wurzelsystem insgesamt zu untersuchen hielt ich nicht für notwendig, da sich die aktive Mykorrhiza auf die jüngeren Wurzelteile beschränkt. Es ergab sich folgendes:

Zahl der vorhandenen Wurzelspitzen 46.

Gesamtlänge der untersuchten Wurzelspitzen 151,54 mm.

	Grad der Verpilzung			
	unverpilzt	schwach	mittel	stark
Anzahl der Wurzeln	13	8	4	21

Verbindungen mit dem Außenmycel		Zahl der Vesikeln
Frische Infektionsstellen	Alte Infektions- und Auswanderungsstellen	
16	163	64

Die Anzahl der Außenverbindungen verteilt sich auf die erwähnten drei Gruppen der verpilzten Wurzeln wie folgt:

	Schwach	mittel	stark
Frische Infekt.	15	0	1
Alte Infekt. und Auswanderungsstellen	11	8	112

Es treffen also auf die Gesamtlänge aller untersuchten Wurzelspitzen von zusammen rund 152 mm 179 Verbindungen nach außen, somit auf je 0,84 mm eine einzige Kommunikationshyphe, ferner auf je 11,62 mm eine einzige frische Infektionsstelle.

Unter Ausschaltung der nicht verpilzten 13 Wurzeln ergeben sich natürlich andere Zahlenwerte, so daß bei einer Gesamtlänge der *verpilzten* Wurzeln von rund 121 mm auf je 0,67 mm Wurzellänge eine Verbindung des Endophyten mit dem Außenmyzel trifft,

Die Frage nach der Stoffleitung durch den Pilz ist auch bei allen früheren Mykorrhizenforschern eine der brennendsten gewesen, und sie ist es auch heute noch. Leider muß ich verzichten, auf die

Literatur hier weiter einzugehen, und verweise auf Burgeff (4, S. 184—202), der sie hier im Zusammenhang mit der Frage nach den stofflichen Beziehungen der beiden Komponenten eingehend behandelt.

Auf Grund der bereits im vorausgehenden geschilderten anatomisch-morphologischen Untersuchungen kann ich in unserem Falle keinen großen Vorteil für die Wirtspflanze erkennen, schon deswegen nicht, weil die Anzahl der Kommunikationshyphen im Vergleich zu den intakten Wurzelhaaren eine verschwindend geringe ist. Und warum soll denn immer nur die höhere Pflanze einen Vorteil aus diesen Verbindungen ziehen und der außerhalb der Wurzel lebende Pilz nicht? Mit demselben Recht kann man auch die Frage stellen, welchen Vorteil hat das Bodenmyzel durch seine Verbindungen mit dem Endophyten? Zur Klärung dieser Frage bleibt nur ein Weg, nämlich den Pilz zusammen mit der Wirtspflanze rein zu kultivieren und dabei möglichst die natürlichen Bedingungen, wie am Standort, obwalten zu lassen. Damit könnte ein ganz bedeutender Fortschritt in der Kenntnis der Mykorrhiza erzielt werden.

Das einzige, was Aussicht bot, ein wenig Einblick in die Stoffleitung durch die Kommunikationshyphen zu gewähren, schien die Behandlung der infizierten und nicht infizierten Wurzeln mit verschiedenen Farblösungen, wofür Individuen von Vinca minor verwendet wurden.

Mit Methylenblau 1 : 500 000 ergab sich nach 24 Stunden eine starke Blaufärbung der Epidermis und Durchlaßzellen, mancher intrazellulärer Hyphenschlingen, wo das Blau mitunter in Grün umschlug, sowie vereinzelter Sporangiolen. Eine Färbung interzellulärer Hyphen trat nicht auf.

Mit Methylviolett 1 : 250 000 zeigte sich nur Färbung der Epidermis und Durchlaßzellen, jedoch nicht aller; sonst kein weiteres Eindringen, auch nach 24 Stunden nicht, teilweise schien Plasmolyse eingetreten zu sein.

Nun stellte ich die Wurzeln in 1%ige Kalisalpeterlösung; es zeigte sich keine Spur einer Blaufärbung mit Diphenylamin-Schwefelsäure. Es lag die Vermutung nahe, daß vielleicht verpilzte Pflanzen die Reaktion nicht zeigen, wohl aber unverpilzte. Doch ergaben auch diese nach 48 Stunden keinerlei Reaktion auf Salpeter. Für reichliche Transpiration war auch bei diesem und dem nächsten Versuch dadurch gesorgt worden, daß die Versuchspflanzen in die Sonne an ein Südfenster des Instituts gestellt wurden.

Schließlich benützte ich das Verfahren, das Bierberg (3) zum Studium der Protoplasmaströmung verwendet hat, auch für unsere Zwecke. Er ließ die Versuchspflanzen Natriumchlorid aufnehmen und fällte dann durch Zugabe einer Thalliumsulfatlösung in den Zellen unlösliches Thallochlorid als leicht sichtbare Kristalle aus.

Das Natriumchlorid wurde von den Wurzeln leicht aufgenommen. Zuerst traten die Thallochloridkristalle in der Wurzelhaube auf, dann ziemlich regelmäßig in dem Zentralzylinder und nach 10 Minuten langer Einwirkung des Thallosulfats begann auch die Ausfällung in den Rindenzellen einzusetzen. In den untersuchten Wurzeln befanden sich auch zwei deutlich sichtbare Infektionsstellen bzw. Verbindungen nach außen. Hier konnte ich in der Tat eine größere Ansammlung von Thallochloridkristallen beobachten, die sich sonst nur vereinzelt in der unmittelbar an die Exodermis grenzenden Zellschicht finden ließen, ohne eine weitere Beziehung zu den Durchlaßzellen.

Jedenfalls scheint auch nach diesen Versuchen der Stoffleitung durch die Kommunikationshyphen eine wesentliche Bedeutung nicht zuzukommen, wenn sie auch als solche nicht von der Hand zu weisen ist.

VII. Die Isolierung des Wurzelpilzes (Technik).

Schon bei den ersten Versuchen, den Wurzelpilz zu isolieren, stellte sich die Notwendigkeit heraus, einen Nährboden zu verwenden, der noch nährstoffärmer ist als der von Burgeff (5, S. 12) zur Gewinnung der Orchideenpilze angegebene. Es wurde also auch auf die mineralische Nährlösung verzichtet, und an ihrer Stelle gewöhnliches Leitungswasser mit 1,5 % Agar verwendet. Eine Spur Stärke erwies sich ebenfalls als notwendig, ungefähr $^1/_{20}$ % (keinesfalls mehr, eher noch weniger, da sonst die Bakterien zu gut wachsen).

Die Methode ist mit einigen Modifikationen dieselbe, die Burgeff (7, S. 14—16) für die Isolierung der Orchideenpilze vorschreibt, weshalb ich nicht genauer darauf eingehe.

Bemerkt sei aber, daß man das zur Isolierung ausgesuchte Wurzelstück zweckmäßigerweise abwechselnd mit der Pinzette von einem Tropfen sterilen Wassers in den anderen bringt und dabei jedesmal tüchtig herumschwenkt. Vom sechsten Wassertropfen heraus kommt der Schnitt auf den bereits erwähnten Nährboden, der in geringer Dicke auf einer Petrischale ausgegossen ist. Das Hindurchführen durch die sechs Wassertropfen hat sich als sehr günstig für

die Freihaltung von allerhand unerwünschten Keimen erwiesen; man wird dabei zweckmäßigerweise die Pinzette jedesmal wieder abflammen, wobei sie so heiß werden darf, daß der Wassertropfen, in den die Pinzette beim Herausnehmen der Wurzel getaucht werden muß, dabei hinwegdunstet.

Auf die Agarschicht gebracht, wird die Wurzel an beliebigen Stellen behufs letzter Reinigung mit der Platinnadel ein paarmal in die Schicht hineingestoßen und wieder herausgezogen, schließlich an einem weiter davon entfernten Platz ganz durch den Agar hindurchgestoßen und auf dem Boden der Schale noch ein Stück entlang geschoben, wo sie dann endgültig belassen wird, um wenigstens die Entwicklung aërober Bakterien möglichst hintanzuhalten. Auf diese Art und Weise gelang mitunter, Wurzelstücke vollständig keimfrei in den Agar zu bringen.

Die Platte, die gut noch weitere drei Schnitte aufnehmen kann, wird bei Zimmertemperatur aufgehoben und nach Verlauf von 48 Stunden erstmalig auf das Auswachsen des Wurzelpilzes kontrolliert, indem man sie, umgekehrt auf den Objekttisch des Mikroskops gelegt, bei schwächerer Vergrößerung betrachtet.

VIII. Der isolierte Wurzelpilz und seine Ernährungsphysiologie.

Bevor ich auf meine eigenen Resultate eingehe, sei kurz besprochen, was in den letzten Jahren an Wurzelpilzen isoliert worden ist. Die rein ektotrophe Mykorrhiza lasse ich beiseite.

Rayner (33) isolierte aus Calluna vulgaris einen Pilz, den er dem Genus Phoma beigesellt und Phyllophoma benennt. Die Synthese ist positiv ausgefallen. Dagegen steht eine andere Angabe von Christoph (9), der aus Calluna vulgaris ein Cephalosporium erhalten hat und damit ebenfalls die Synthese ausgeführt haben will. Magrou (26) hat die Angaben von Noël Bernard (2) über den Pilz von Solanum Dulcamara nachgeprüft und bestätigt, wobei er der isolierten Mucorinee einen neuen Namen gibt (Mucor Solani). Ich fürchte aber, daß er bei der Synthese keine wirklich sterilen Pflanzen vor sich gehabt hat, außerdem muß man mit Schimmelpilzen als Mykorrhizabildnern nach berühmtem Muster äußerst vorsichtig sein.

Rexhausen (34) macht keine weitere Angabe über die Art des von ihm aus Monotropa gewonnenen Pilzes (Synthese fehlt ebenfalls). Ridler (35) stellt einen aus Pellia epiphylla isolierten Pilz auch zur Gattung Phoma, die Synthese war ihm mangels steriler

Pflanzen unmöglich. H u b e r (19) hat aus Liparis Loeselii eine Rhizoctonia repens erhalten.

Es wurden vom November 1921 bis August 1922 insgesamt 112 Isolierungsversuche gemacht, die allerersten nicht mitgerechnet, bei denen an ein Auswachsen des Pilzes infolge mangelnder Technik noch nicht gedacht werden konnte.

Ich verwendete Vinca minor in der Hauptsache von drei verschiedenen Standorten: einer befindet sich im Nymphenburger Park Ost, der andere in West, der dritte im bayerischen Allgäu an der Ruine Heimenhofen bei Burgberg.

Von den drei genannten Standorten erhielt ich 11 mal ein und denselben Pilz, der weiter unten genauer beschrieben werden soll, also in rund 10 % von allen Isolierungsversuchen! Was sich sonst noch alles einstellte, sei der Vollständigkeit halber ebenfalls erwähnt, nur verzichte ich darauf, die Penicilliumrasen aufzuzählen, von denen es ein Wunder wäre, wenn sie sich nicht eingefunden hätten.

Zweimal bekam ich einen Pilz, der dunkelbraun gefärbt ist, dicht wächst und 2 % Rohrzuckeragar faltig zusammenzieht. Bald aber treten Hemmungserscheinungen auf und an den Hyphen entstehen terminale, blasenförmige Anschwellungen, die in ihrem Aussehen und ihrer Größe auffallend den Vesikeln gleichen. Nach Umlauf von 4 Monaten stellt sich am alten Kulturrand erneutes Wachstum ein, die Hyphen sind viel heller gefärbt und bilden makroskopisch sichtbare baumartige Verästelungen, um aber bald das Wachstum endgültig einzustellen. Dies erinnert in manchem an den ersterwähnten Pilz, wie aus der später folgenden Schilderung zu entnehmen sein wird. Und so glaube ich, daß ein gewisser Pleomorphismus nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen ist.

Weiterhin stellte sich zweimal ein Pilz ein von bräunlich-grüner Farbe, der sich auf 2 % Rohrzuckeragar in kräftigen radialen Strähnen ausbreitet und reichlich monilienförmig abgegliederte Hyphen besitzt.

Auch ein braunrot gefärbter Pilz trat zweimal auf, der auf 2 % Rohrzuckeragar in zarten, feinen Strängen gleichmäßig nach allen Richtungen wächst, fast keine Konidien bildet und durch zahlreiche, meist perlschnurförmig aneinandergereihte, die ganze Hyphenbreite einnehmende Fettvakuolen gekennzeichnet ist.

Ferner fand ich noch ein auch nicht weiter bestimmtes Fusarium und einen Pyknidenpilz, der braune einzellige Sporen besitzt.

Um nun von vornherein eine durch eigene Erfahrung gewonnene Vorstellung davon zu haben, wie ein echter Endophyt aus einer Wurzel auswächst, isolierte ich die Wurzelpilze aus verschiedenen Orchideen unseres Gewächshauses (z. B. Vanda, Oncidium, Odontoglossum, Cynorchis, Phalaenopsis, Neobenthamia). Hier konnte ich mit ziemlicher Sicherheit auf das Auswachsen des echten Wurzelpilzes rechnen, und die Echtheit wurde durch die nachträgliche Synthese mit Orchideensamen bestätigt.

Schon die ersten Pilze, die nach Verlauf von 48 Stunden auszuwachsen begannen, vereinigten alle Anzeichen in sich, die für das Vorhandensein des echten Endophyten sprachen. In der Regel wächst zuerst eine einzige Hyphe, mit der Wurzelepidermis einen rechten Winkel bildend, in den Agar hinaus, der bald mehrere folgen, so daß sich die Hyphen zunächst büschelig von einem Punkt aus, etwa einer Durchlaßzelle, ausbreiten. Die ausgewachsenen Hyphen verzweigen sich weiterhin, wie das die schematische Zeichnung von Textfig. 4 dartut. Es tritt nämlich eine Differenzierung in Haupt- und Nebenhyphen ein. Mit dem Überimpfen auf einen neuen Nährboden wird gewartet, bis die junge Kultur ungefähr einen Durchmesser von 2 cm besitzt. Zweckmäßigerweise werden in den Fällen, wo man nicht unbedingt sicher ist, den Pilz in Reinkultur vor sich zu haben, die Hyphenspitzen nach der von Claussen angegebenen Methode der Stecklingsherstellung (8, S. 489) von hier wieder abgeimpft und auf einen neuen Nährboden übertragen. Das ersetzt die mühevollere Arbeit, sogenannte Einspormyzelien herzustellen.

Der Boden, auf den ich zuerst überimpfte, war Pflaumenagar und 1 % Stärkeagar. Nach ungefähr 14 Tagen (seit der Isolierung) wurde aus dem schon etwas sklerotisch werdenden Pilzmyzel ein Stück herausgeschnitten, und die mikroskopische Untersuchung ergab ein Bild, über das man nicht weniger erstaunt als angenehm überrascht sein konnte. Es lag ein Pilz vor, der, von der Hyphendicke abgesehen, so sehr an einen typischen Orchideenpilz erinnerte, daß man nur in den beiden mikrophotographischen Tafeln, die Burgeff seiner Arbeit (4) beigegeben hat, nachzusehen brauchte, um zu entscheiden, welchem von diesen Orchideenpilzen der neue Pilz am ähnlichsten ist. So ergab sich die größte äußerliche Übereinstimmung mit dem Pilz auf Taf. 2, Fig. 15, die ein Sporenhäufchen aus einer 14 Tage alten Kultur des Cattleya-Pilzes darstellt.

Aus dem Verzweigungsmodus, der Gliederung der Hyphen in Lang- und Kurzhyphen sowie dem Zerfall der letzteren in Konidien, die hefeartig sprossen (s. Textfig. 5), geht hervor, daß wir einen Pilz vor uns haben, der ohne Bedenken zu der Gattung Rhizoctonia gestellt werden darf. Später können sich auch die Haupthyphen monilienartig abgliedern (s. Mikrophotogramm Taf. VII, Fig. 3), und man bekommt dann deutlich zu sehen, daß alle Übergänge vorhanden sind von kugeligen bis zu langen biskuitförmigen Konidien. Die Einschlüsse, die im Protoplasma zu sehen sind, bestehen aus Öl.

Die Zytologie des Myzels ist ziemlich einfach. Jede Zelle der durch Querwände abgeteilten Hyphen besitzt nur einen einzigen Kern, soweit dies an mit Juelschem Gemisch fixierten und mit Heidenhains Hämatoxylin gefärbten Präparaten ersehen werden kann. In den Konidien sind die Kerne deutlicher zu beobachten; sie nehmen bis zu zwei Drittel des Zellraumes ein und besitzen einen einzigen Nukleolus. Außerdem lassen sich auch fädige, vom Kern in das Plasma ausstrahlende, mit Hämatoxylin stark gefärbte Gebilde erkennen. An wichtigeren Inhaltskörpern findet sich hauptsächlich Öl. Ferner fallen zahlreiche kleine, mit Hämatoxylin tief gebläute Kügelchen auf, die sich in der Regel auf das periphere Plasma verteilen und wohl als Volutinkörperchen aufgefaßt werden dürfen.



Fig. 4. Verzweigungsschema des Vinca-Pilzes (kultiviert auf 1 % Rohrzuckeragar). *h* Haupt-, *n* Nebenhyphen.



Fig. 5. Gliederung des Vinca-Pilzes in Haupt- (*h*) und Nebenhyphen (*n*). Zerfall derselben in Konidien, die hefeartig sprossen (auf 1 % Sacharoseagar). Vergr. 148 mal.

Wenn dieser Pilz auch, wie aus der beigegebenen Tabelle ersichtlich ist, die Orchideenpilze an Variabilität weit übertrifft, an ihre Wachstumsgeschwindigkeit jedoch nicht heranreicht, so möchte ich ihn dennoch zur Gattung Rhizoctonia stellen. Die Beschreibung in Saccardos Sylloge Fungorum (36, S. 1175—1176) paßt so gut und so schlecht auf den Vinca-Pilz wie auf die Orchideenpilze. Jedenfalls kann er zunächst kaum wo anders besser untergebracht werden. So sei es mir gestattet, dem in der Tabelle genauer beschriebenen, aus Vinca minor gezüchteten Pilz vorläufig den Namen „Rhizoctonia Apocynacearum“ zu geben[1]). Fruchtkörper wurden bis jetzt auf keinem der verwendeten Böden erhalten.

1) Unter dem Namen „Apocynacearum“ möchte ich die Asclepiadeae auch miteingeschlossen haben (s. Demeter 10, S. 175), da ich ja den gleichen Pilz auch aus Vincetoxicum erhalten habe.

Die in der Tabelle verwendeten Nährböden waren nicht neutralisiert. Dies wurde nur dann gemacht, wenn es sich um Herstellung von Stammkulturen handelte (1 % Stärkeagar schief erstarrt in Röhren).

Auf geringe Schwankungen im Prozentgehalt der organischen Beimengungen reagiert der Pilz, was den äußeren Habitus anlangt, mitunter ziemlich stark. Röhrchenkulturen mit 1%, 0,5% und 0,1 % Stärkeagar (mit $CaCO_3$ neutralisiert) zeigen beispielsweise in der Ausbildung von Sklerotien ein unterschiedliches Verhalten. Bei 1% und 0,5% Stärke werden noch reichlich Sklerotien gebildet, bei 0,1 % dagegen bleibt die Sklerotienbildung vollständig aus. Dabei zeigt sich auch das starke Sauerstoffbedürfnis des Wurzelpilzes. Auf den ersten beiden Konzentrationen dringt das Pilzmyzel kaum mehr als im Durchschnitt 0,5 cm in den schräg erstarrten Agar ein, worauf das Tiefenwachstum sistiert wird, während es bei 0,1 % Stärke fast bis auf den Grund der Röhre hinabwächst und dort mit einer horizontalen Fläche nach unten abschließt. Wird in den ersten beiden Fällen der Sklerotienfilz mit der Platinnadel entfernt, so wächst auch das Myzel an dieser Stelle wieder weiter in die Tiefe, bis sich wieder ein neuer Sklerotienfilz gebildet hat und infolge des Sauerstoffabschlusses das Tiefenwachstum wieder eingestellt wird.

Eine weitere Eigentümlichkeit des Pilzes soll an Hand der Photographie auf der beigefügten Tafel (Fig. 4) erläutert werden. Es betrifft die Degeneration des Wurzelpilzes auf künstlichem Substrat. Es tritt dann die Erscheinung auf, daß die Hyphen nicht immer gleichmäßig am Rand des alten Agarstückes auswachsen, sondern immer nur an den vom Zentrum am weitesten entfernten Stellen, also in dem auf unserer Photographie festgehaltenen Fall an den vier Ecken des übertragenen alten Agarstückchens. Von hier strahlen dann die Hyphen dendritenförmig aus, mitunter auch direkt pinienförmig, indem vorn das Weiterwachstum in die Länge eingestellt wird und sich immer neue Hyphen seitlich einschalten, denen das Weiterwachsen aber auch nicht gelingt. Am Rand der Kultur treten Hemmungserscheinungen auf, indem die älteren Hyphen in Konidien umgewandelt werden und andere an ihre Stelle treten, die aber ihrerseits auch wieder in Konidien zerfallen dank der angehäuften Stoffwechselprodukte. Dieses Spiel geht so lange weiter, bis der Kulturrand am Ende der baumförmigen Verästelungen knotig verdickt wird, so daß diese etwas länglich gestreckten Knötchen schließlich über die Agaroberfläche hervorragen. Diese machen ganz

genau den Eindruck, als ob hier der Kulturrand von Bakterien infiziert wäre. Es ist damit auch zunächst ein Wachstumsstillstand eingetreten, der aber nur scheinbar ist und ungefähr einen Monat dauert. Dann sieht man, daß bald vom alten Myzel ganz gleichmäßig neue Hyphen ausstrahlen, die ungemein zart und dünn sind, dicht zusammenschließen und als Miniaturausgabe des früheren normalen Myzels bezeichnet werden können. Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die Hyphen aus Konidien des degenerierten Myzels, das sein Wachstum eingestellt hatte, ausgekeimt sind. Das Wachstum dieser Miniaturhyphen dauert so lange an, bis der Agar deutliche Zeichen des Austrocknens erkennen läßt, mitunter tritt dann am Rand des sekundären Myzels ein von weißen Lufthyphen gebildeter Saum auf. Noack (33) hat bei Thermoascus aurantiacus dieselbe Beobachtung gemacht. Bei einer nahe unter dem Minimum normalen Wachstums liegenden Temperatur entsteht hier in der Peripherie der Kolonie ein kleiner Zuwachs, der aus abnorm dünnen Hyphen besteht.

Daß diese „sekundären“ Myzelien keine zufällige Infektion des Wurzelpilzes durch einen anderen Pilz darstellen, dafür spricht:

1. Die mikroskopische Untersuchung.
2. Die Kulturmethode, indem nämlich die schon einmal erwähnte Claussensche Stecklingsherstellung ausgeführt wurde.
3. Die Tatsache, daß diese Erscheinung nicht bloß an einem einzigen, sondern auch an anderen der zu verschiedenen Zeiten isolierten Wurzelpilze aufgetreten ist.
4. Der Umstand, daß auch der aus Vincetoxicum isolierte Pilz sich so verhält.
5. Der sicherste Beweis aber ist der, daß Impfstückchen aus diesem „Tochtermyzel“, wieder auf frischen Agar gebracht, ein normales Wachstum zeigen mit denselben charakteristischen Erscheinungen, die der normale Pilz vorher auf den entsprechenden Böden zeigte.

Was ist nun die Erklärung dieses eigenartigen Verhaltens? Jedenfalls hängt es in der Hauptsache mit dem zunehmenden Austrocknen des Agars zusammen, wenigstens hinsichtlich der Bildung des Tochtermyzels. Das Auswachsen des sekundären Myzels wird eben dadurch ermöglicht, daß die zunehmende Trockenheit des Nährbodens auch die Diffusion der hemmenden Stoffwechselprodukte unterbindet, oder daß die Hemmungsstoffe möglicherweise nur dann wirksam bleiben, wenn sie in einer Lösung ganz bestimmter Konzentration

Tabelle zur Ernährungsphysiologie

	Nährboden	I. Myzelfarbe	II. Wuchsform makroskopisch	III. Maxim. Hyphendicke
1.	Dextrose 1%	milchweiß	↓	3
2.	Dextrose 3%	rahmartig	O̰❋ später O̲f	3,5
3.	Lävulose 1%	gelblich	O̰❋	4
4.	Galaktose 1%	milchig	O̰❋	3
5.	Maltose 1%	weißlich	↓	2
6.	Saccharose 1%	milchig	↓	3
7.	Saccharose 2%	„	≈❋	3,5
8.	Saccharose 3%	rahmartig	O̰❋ später O̲f	4,5
9.	Stärke 1%	weißlich	O̰(f)	4,5
10.	Stärke 2%	„	O̰(f)	4,5
11.	Dextrin 1%, Knop ½ n	gelblich	O̰❋	3
12.	Kakaobutter 1%	milchweiß	O̲f	3
13.	Weinsaur. Kalk 0,5%	„	O̲	3,5
14.	Asparagin 1%, Saccharose 1% . . .	milchig	≈❋	3
15.	Ammonzitrat 0,5%, Dextrose 1% . .	etwas rosa	↓	2,5
16.	Glykokoll 0,2%, Dextrose 1% . . .	bräunlich	O̰❋f	3
17.	Weinsaur. Ammon 0,5%, Dextrose 1%	gelblich	O̰❋	3,5
18.	Pepton 1%, Saccharose 1%	„	O̲f	4
19.	Ohne N	milchig	O̲	2,5
20.	Ohne N, Maltose 1%	etwas milchig	O̲	2
21.	Harnstoff 1%, Saccharose 1% . . .	milchig	O̰❋	3,5
22.	Amygdalin 0,5%	„	O̰❋	3
23.	Äsculin 0,2%	„	≈❋	2,5
24.	Tannin 0,05%	weißgrau	O̲	3
25.	Bodenextrakt 50%	weißlichgelb	O̲	2

Wo nichts besonderes bemerkt ist, wurde als Nährlösung die von A. Meyer den Böden 1—13 wurde auf C-Quellen geprüft mit NH_4Cl als N-Quelle, mit den Zusammensetzung, wie Malz- und Pflaumenagar, gedeiht der Pilz ebenfalls recht

Erläuterung der Zeichen

Zu Rubrik II. O̲ Gesamtkultur gleichmäßig rund, Rand scharf abgesetzt.
O̰ Gesamtkultur gleichmäßig rund, Rand unscharf, verlaufend.
❋ Haupthyphen strähnenartig von der Mitte ausstrahlend,
f agarhaltig zusammenziehend.
≈ Kultur lappenförmig, gebuchtet.
↓ Kultur bäumchenförmig (dendriten- oder pinienförmig).

„ III. Maximale Dicke der Haupthyphen im Bereich der ersten Tochterhyphen in μ.

des Wurzelpilzes.

IV. Konidien und Sklerotien	V. Inhalts-körper	VI. Güte des Wachs-tums	VII. Geschwin-digkeit des Wachs-tums	VIII. Reaktion des N.-bodens	IX. Weitere Bemer-kungen
KKK	FF	+	0,5		
KKK	FF	+++	0,4		
KKK	F	+++ ♃ L	0,8		
KKK	FF	+++	0,3		
KK	F Z	+	1,2		
K(K)	FF	+	0,8		
KKK	FF Z	++	0,7		Invertase vorhanden (mit Apiculatus-Hefe geprüft)
KKK S	FF	+++	0,4		
KKK s(S)	(F) Z	+++ ♃ L	1,4		Mit Jod deutliche Erythrodextrinreaktion, Kulturzentrum farblos, weiß
KKK sS	F (Z)	++++ ♃ L	1,5		
K(K)	F	+++ ♃	1,3	schwach sauer	
KK s(S)	F Z	+(+)	0,7		
K s	Z	++(+) ♃ (L)	1,4	schwach sauer	
KKK	F	++	1,0	sauer	
KKK	F	++	0,6	neutral	
KKK	FF	++(+)	0,6	neutral	
K	F Z	+++	1,3	neutral	
KKK S	F(F)	++++ ♃ L	0,8	schwach sauer	
O!	F	+(+)	1,0		
O!	F	++ ♃	0,9	schwach sauer	
K(K)	FF	+	0,5	„	
K s	F	+(+)	0,4		Deutlicher Geruch nach Bittermandelöl
KKK	FF	+	0,7		
KK	FF	+(+)	0,5		Braunfärbung des N.-Bodens auf ca. 1 cm Distanz
K (s)	FF Z	++ ♃	1,4	schwach sauer	

eingeführte und von Burgeff (5) als MN bezeichnete Lösung verwendet. Mit Böden 14—21 auf Stickstoff. Agarkonzentration 1,5%. Auf Böden unbekannter gut, ebenso auf Gelatine, die er löst.

und weitere Bemerkungen:

Zu Rubrik IV. K schwache, KK mittelstarke, KKK sehr starke Konidienbildung. S Sklerotien in dichtem Filz, s Sklerotien in kleinen kugeligen Verbänden.

„ V. F wenig, FF reichlich fettes Öl vorhanden, Z auffallend große Zellsaftvakuolen.

„ VI. + schlechtes, ++ mäßiges, +++ gutes, ++++ sehr gutes Wachstum.

„ VII. Durchschnittswerte täglich in Millimeter innerhalb der ersten 3 Wochen nach Beimpfung der Platte. Beginn des Markierens in der Regel bei einem Kulturdurchmesser von 1,5 cm.

vorhanden sind. In diesem Augenblick wachsen dann die Konidien wieder aus, und das neu entstandene sekundäre Myzel wächst nun seinerseits so lange, bis der Agar physiologisch vollkommen trocken geworden ist.

Was nun auch bei weiterem Studium der Tabelle auffällt, ist die ungemein große Variabilität dieses Pilzes, die schon makroskopisch sehr ins Auge fällt. Das gilt nicht nur für die Qualität der verwendeten Böden, sondern auch für die Konzentrationsverhältnisse der dargebotenen Stoffe.

Wie schon einmal erwähnt, üben ganz geringfügige Änderungen des Prozentgehaltes großen Einfluß aus, wie das Verhalten des Pilzes auf den verschiedenen Saccharoseböden zeigt (N.-Boden 6—8, Tab.): *Die Wachstumsgeschwindigkeit nimmt mit der Konzentration der Nährstoffe ab*; demnach muß das Zuwachsoptimum bereits auf einer noch niedrigeren Konzentration erreicht sein, wenn nicht 1% Saccharose das Optimum ist [s. K. O. *Müller* (30, S. 37)]. *Andererseits nimmt die Hyphendicke und die Wachstumsgüte zu.* Da die Wachstumsgüte mit der Verzweigungsdichte identisch ist, kann man auch hier mit K. O. *Müller* annehmen, daß eine *Korrelation zwischen Wachstumsgüte (Verzweigungsdichte) einesteils und dem Hyphendurchmesser andernteils besteht.* Dies prägt sich im allgemeinen auch darin aus, daß auf den *Böden und Konzentrationen, wo der Pilz eine maximale Hyphendicke nicht unter 3,5 μ besitzt, auch kein dendritenförmiger Wuchs des Gesamtmyzels zu beobachten ist.*

Im übrigen ist eine einheitliche Deutung der Tabelle nach allgemeinen Gesichtspunkten mit Schwierigkeiten verknüpft. Es sei aber dennoch versucht, einige weitere Richtlinien zu geben.

Geringe Hyphendicke und große Wachstumsgeschwindigkeit scheinen Hand in Hand zu gehen (vgl. Tab., N.-Böden 5, 6, 11, 20, 25, eventuell auch 17). Wo aber gleichzeitig *reichlich Konidien oder Sklerotien gebildet werden, tritt eine Retardierung der Wachstumsgeschwindigkeit ein* (Tab. N.-Böden 1, 4, 12, 15, 16, 22, 23). Aus dieser ganzen Gruppe fallen in bemerkenswerter Weise die Stärkeböden heraus (9, 10), dann der Peptonboden (18). Auf ersterem wächst der Pilz am raschesten, bildet reichlich Konidien und Sklerotien und erreicht auch den Höchstbetrag an maximaler Hyphen-

dicke. Ähnlich auf Pepton, wo aber die Wachstumsgeschwindigkeit eine geringere ist.

Die Konidienbildung ist an das Vorhandensein von Stickstoff gebunden (19 und 20). Konidienbildung und Wachstumsgüte stehen im großen ganzen ebenfalls in Korrelation. Fettspeicherung dagegen ist unabhängig von reichlicher Konidienbildung.

Der dendritenförmige Wuchs unter Aufgabe des kreisförmigen Kulturrandes ist ein Zeichen für ungünstigen Nährboden bzw. zu geringe Konzentration der organischen Beimengungen (s. Dextrose- und Saccharoseböden). K. O. Müller hat dasselbe bei den höchsten osmotischen Konzentrationen für das Wachstum von Saprolegnia gefunden (30, S. 309). Jedenfalls ist das Aufgeben des kreisförmigen Wuchses ein Prüfstein für die Güte des Nährbodens.

Ausbildung von Luftmyzel deutet auf günstige Ernährungsbedingungen. Es tritt nur auf bei Nährböden, die dem Pilz gestatten, die ganze Platte zu durchwachsen (Zeichen ♃L auf Tabelle).

An C-Quellen nimmt der Pilz von Monosen nur höherprozentige gerne auf (Dextrose 3 %). Sonst wird aber Lävulose, dann Galaktose bevorzugt.

Ebenso auffallend ist (aber analog mit dem Verhalten auf geringerprozentiger Dextrose), daß unter den Biosen Malzzucker ein sehr rasches Wachstum auslöst, aber unter Dendritenbildung und weitgehender Reduktion der Hyphendicke (2 μ Maximum). Die Wachstumsgüte muß mit „schlecht" bezeichnet werden. So macht es zunächst den Eindruck, als ob bei der Auflösung der Stärke durch die Pilzdiastase in diesem Falle die (sonst normale) Bildung von Malzzucker eine untergeordnete Rolle spielt. Denn, teleologisch gedacht, wäre es für den Pilz sehr unzweckmäßig, wenn seine Diastase ausgerechnet einen Zucker bildet, den er nur sehr schlecht verwenden kann.

Aber die Bildung von Maltose auf Distanz beim Eindringen des Pilzes in eine Rindenzelle würde uns etwas anderes leicht erklären, nämlich die Arbuskelbildung (andere Zucker in geringer Konzentration könnten hierbei auch noch in Betracht kommen).

Von Maltose als Disaccharid darf angenommen werden, daß sie die Plasmahaut nicht passiert; sollten noch andere Biosen entstehen, so können diese von dem Pilz, wenn er in die Zelle eingedrungen ist, besser verwertet und so in Monosen übergeführt werden, die durch die Zellhaut hindurchgelassen werden.

Nun reduziert einerseits Maltose die Hyphendicke auf das Minimum (2 μ), was auch für die Endauszweigungen der Arbuskeln charakteristisch ist. Andererseits aber verursacht Maltose (oder auch die Stoffwechselprodukte, die der Pilz bei ihrer Aufnahme produziert) auf künstlichem Nährboden eine Wuchsform, die ich mit „pinienförmig“ bezeichnet habe. Wenige Hyphenstränge wachsen vom alten Agarstück aus weit in den Agar hinaus, verzweigen sich dann aber derartig reichlich, meist von einer Stelle aus, daß das Bild einer Pinienkrone entsteht. Vergleicht man die bäumchenförmigen Arbuskeln damit, so ist die Ähnlichkeit der beiden Gebilde doch einigermaßen frappierend. Daß die Arbuskeln innerhalb der Pflanze nicht die Ausmaße wie auf künstlichem Nährsubstrat erreichen können, ist selbstverständlich. Es steht dem Pilz ja nur der Raum einer einzigen Zelle zur Verfügung. Wenn es gelänge, den Pilz auf diesem 1%igen Maltoseboden auch noch so zu beeinflussen, daß er keine Querwände mehr ausbildet, dann hätten wir echte künstliche Arbuskeln vor uns, die sich von den natürlichen nur durch ihre Größe unterscheiden.

Die Tatsache, daß in den Interzellularen der Pflanze vom Pilz keine Arbuskeln gebildet werden, kann man nach dem Vorausgehenden nun dadurch erklären, daß die Maltose innerhalb der Zellen eingeschlossen bleibt.

So kann man das Wichtigste über die Bedingungen der Arbuskel- und „Wölkchenbildung“ wie folgt zusammenfassen:

Arbuskeln treten in allen jenen Zellen auf, die entweder eine für den Pilz überhaupt ungünstige Zuckerart (Maltose) oder einen anderen Zuker in Hemmung auslösender Konzentration (Dextrose 1%, Saccharose 1%) besitzen. Ob die feinen Hyphenenden der Arbuskeln nun auch wirklich platzen und zur sogenannten Wölkchenbildung schreiten, hängt davon ab, inwieweit im Zellsaft der infizierten Zellen freie Säuren vorhanden sind (s. S. 417). Somit gäbe es auch Arbuskeln, an denen eine Plasmoptyse überhaupt nicht auftritt, indem eben nicht alle b e i d e n zur typischen Arbuskelbildung erforderlichen Faktoren gegeben sind. Dieser Fall ist nun in der Tat ungemein häufig. Die Gründe hierfür erschienen aber zunächst sehr rätselhaft. Jedenfalls läßt sich dadurch auch das Zustandekommen der sogenannten zusammengesetzten Arbuskeln verständlich machen. Diese zeigen nur selten Plasmoptyse, die Hyphe dringt unter charakteristischen Auszweigungen durch eine Zelle hindurch, die Verzweigungsspitzen finden aber nicht die optimalen Be-

dingungen zum Platzen, und so gelingt es der einen oder anderen, sich in eine benachbarte Zelle zu retten, wo sich das gleiche Spiel wiederholen oder ein typisches Arbuskel mit geplatzten Hyphen bilden kann (Textfig. 2a zeigt einen solchen Anlauf zur Arbuskelbildung, der Hyphe ist es aber gelungen, die Zelle wieder zu verlassen und nun noch ein interzelluläres terminales Vesikel zu bilden).

Nach diesem notwendigen Exkurs zurück zur Auswertung der Tabelle! Von den C-Quellen gestattet der Stärkeboden, wie zu erwarten war, dem Pilz ein sehr gutes Wachstum, ohne daß aber dabei die Wachstumsgeschwindigkeit reduziert würde. Hingegen wird sehr wenig Fett gespeichert. Die durch die Pilzdiastase auf dem künstlichen Nährboden gelöste Stärke liefert dem Pilz, unter den obwaltenden Bedingungen wenigstens, die Zucker unter optimalen Bedingungen, oder es sind andere Faktoren vorhanden, die die entstandenen Stoffwechselprodukte nicht zur Wirkung kommen lassen.

Vergleicht man sämtliche gereichte C-Quellen, wird mit Recht der Stärkeboden als der weitaus günstigste angesehen werden müssen. Somit möchte ich den Pilz als einen Stärkespezialisten bezeichnen.

Auf allen dargereichten speziellen Stickstoffböden (Tab. 14—18, 21) wird die mit „Mäßig" bezeichnete Wachstumsgüte nicht unterschritten, mit Ausnahme des Harnstoffs. Jedenfalls wird durch Darreichung von Aminoverbindungen das Wachstum gefördert, besonders durch Glykokoll (vgl. auf. Tab. die N.-Böden 14 und 16 mit 1 und 6), was sich schon durch die äußere Form der Kulturen zu erkennen gibt. Da im rohen Waldhumus der Stickstoff hauptsächlich in Form von Ammoniumverbindungen und Aminosäuren vorkommt, ist diese Tatsache sehr hoch zu bewerten.

Pepton löst auch hier einen üppigen Wuchs aus, was aber nicht weiter zu verwundern ist.

Stickstofffreie Böden (Tab. 19 und 20) reduzieren die Hyphendicke auf das Minimum, erhöhen aber die Wachstumsgeschwindigkeit. Sie sind auch die einzigen, wo keine Konidien gebildet werden.

Die Vermutung, daß Tannin verwertet werden kann (s. S. —?), bestätigt sich, wenn auch das Wachstum auf dem verwendeten Boden nur ein mäßiges ist.

Auf Bodenextrakt tritt, wenn man so sagen kann, eine Art Vergeilung ein: Äußerste Reduktion des Hyphendurchmessers bei größter Wachstumsgeschwindigkeit (Tab. N.-Boden 26). Wenn der Pilz wirklich auf die Stoffe in der Wurzel angewiesen ist, wie an

anderer Stelle bereits festgestellt wurde, dann wäre dieses Verhalten ohne Zweifel als sehr zweckmäßig zu betrachten.

IX. Die Synthese.

Um sterile Individuen von Vinca minor zu erhalten, wurden Stecklinge hergestellt. Nach Wegschneiden sämtlicher etwa vorhandener Wurzeln folgte eine gründliche äußere Reinigung mit Seife und Bürste, worauf die Pflanzen unter dem Strahl der Wasserleitung nochmals kräftig abgespült wurden. Hierauf kamen sie entweder in eine Wasserkultur (wozu gewöhnliches Leitungswasser diente) oder sie wurden in sterilen Sand gesteckt. Nach Verlauf von 1—2 Monaten besaß die Mehrzahl der Pflanzen ein genügend starkes Wurzelsystem. Die Pflanzen erhielten sich auf diese Weise völlig frei von Pilzen. Es wurde niemals eine infizierte Wurzel gefunden. Das bestätigt die Angaben, die schon Pfeffer (32, S. 359) und Frank (14, S. 253) gemacht haben, wonach Wasser- und Sandkulturen pilzfrei werden.

Als Substrat für den Pilz diente ein Gemisch von ungefähr 6 Teilen Sägemehl, 3 Teilen Sand und 1 Teil gehacktem Sphagnum. Die Züchtung geschah in Flaschen, wie sie Burgeff (5) für die Anzucht der Orchideenpilze beschreibt.

Es wurde auf sämtliche isolierte Pilze geprüft, die äußerlich den Eindruck machten, der wahre Endophyt zu sein. Nach ungefähr 4—5 Monaten hatten alle den Flascheninhalt bis an die Glaswand durchwachsen. Das verpilzte Substrat kam in kleine sterilisierte Blumentöpfchen zugleich mit je einer sterilen Pflanze. Dann wurde das Ganze auf sterile Glasplatten in ein Gewächshaus gestellt und mit Glasglocken überdeckt. Gegossen wurde mit abgekochtem Leitungswasser.

Das Resultat nach ca. 6 Wochen war folgendes:

Bei manchen der verwendeten Pilze zeigte sich ein Eindringen in die Epidermis, kaum noch in die Durchlaßzellen.

Nur der oben eingehend in der Tabelle beschriebene Pilz drang in tiefere Zellschichten ein, wo er aber anscheinend sofort verdaut wurde. Ein größerer Erfolg stellte sich aber erst ein, als die Kultur dem vollständigen Vertrocknen preisgegeben wurde. Es macht den Eindruck, als ob unter den im Versuch gegebenen Bedingungen erst die Trockenheit des Substrats den Pilz veranlaßt, in die Wurzel einzudringen.

Auf diese Weise erhielt ich neben Sporangiolen auch Körnchenstadien sowie Schlingen von intrazellulären Hyphen, jedoch einen

bemerkenswerten Mangel von interzellulären Hyphen. Entweder ist der Pilz durch die künstliche Kultur so weit degeneriert, daß er beispielsweise nicht mehr in der Lage ist, die Mittellamellen aufzulösen und interzellulär zu wachsen, oder es ist die höhere Pflanze durch die monatelange ungewöhnliche Wasserkultur ebenfalls in einem für die Ausbildung einer typischen Mykorrhiza ungünstigen Sinne beeinflußt worden.

Somit entsprechen die Versuchsbedingungen vielleicht doch zu wenig der Wirklichkeit. Denn schon nach Franks Versuchen (14, S. 253) verlangt die Mykorrhiza zu ihrer typischen Ausbildung die natürlichen Bedingungen im Humusboden. Wachsen z. B. Wurzeln in reinen Sandboden hinein, so wird an dem neuen Zuwachs keine Mykorrhiza ausgebildet.

X. Das biologische Verhältnis von Pilz und Pflanze.

Was darüber an Literatur vorhanden ist, findet man in übersichtlicher und kritischer Zusammenstellung bei Burgeff (4 u. 6) und Weyland (44), weshalb es sich erübrigt, hier einen geschichtlichen Exkurs zu machen. Auch ist seitdem kein isolierter Wurzelpilz mehr ernährungsphysiologisch genauer untersucht worden.

Was unseren Fall von dem der Orchideen hauptsächlich unterscheidet, ist der Umstand, daß für die höhere Pflanze von vornherein nichts postuliert zu werden braucht, weder aus anatomischen noch aus biologischen Gründen.

Von allen Theorien über Wert oder Unwert der Mykorrhiza beansprucht die großzügige Theorie Stahls (38) vom Kampf um die Nährsalze das größte Interesse.

Vinca minor muß, wenigstens nach Stahls Definition, als obligat mykotroph bezeichnet werden. Es gelang mir nicht, ein gänzlich unverpilztes Individuum zu finden. Sie ist xerophil, hat starken Blattglanz, besitzt aber keine Zucker-, sondern Stärkeblätter.

Der Boden, auf dem Vinca zumeist vorkommt, ist roher Waldhumus, auf dem mykotrophe und nicht mykotrophe Pflanzen in gleicher Weise wachsen. Bevor ich versuche, die Stahlsche Theorie auch für unsere Pflanze zu diskutieren, sei auf die Untersuchungen von Kapitel VI hingewiesen (Über die Verteilung des Endophyten innerhalb der Wirtspflanze und die Frage der Stoffleitung mittels der Kommunikationshyphen).

Wenn in ausgiebiger Weise Nährsalze durch den Pilz ins Innere der Wurzel geschafft werden sollen, müssen von vornherein zwei

Bedingungen gegeben sein: 1. rege Stoffleitung durch die Verbindungshyphen, 2. eine beträchtliche Zahl der Kommunikationshyphen, die jener der funktionierenden Wurzelhaare mindestens äquivalent ist. Diese Bedingungen sind nicht erfüllt. Also kommt eine ausgiebige Gewinnung von Nährsalzen auf osmotischem Wege durch Vermittlung des Wurzelpilzes kaum in Betracht.

Nicht zu vergessen ist ferner, daß über ein Drittel des Gesamtwurzelsystems überhaupt nicht verpilzt ist, von dem wohl ohne weiteres angenommen werden darf, daß es normal funktioniert. Was das nicht verpilzte Drittel des Wurzelsystems zu leisten imstande ist, muß füglich auch den anderen zwei Dritteln zugestanden werden, falls es aus irgendeinem Grunde ebenfalls nicht verpilzt wäre. In diesem Zusammenhang sei auch noch auf die Tatsache hingewiesen, daß unverpilzt im Wurzelkasten aufgezogene Pflanzen von Vinca minor die infizierten an kräftigem Wachstum weit übertrafen.

Es bliebe also nur ein einziger Ausweg, im Sinne Stahls für einen Vorteil auch der Wirtspflanze zu plädieren, und diesen kann ich in Übereinstimmung mit Frank (17) nur im Gewinn jener Nährstoffe finden, die ihr durch die sogenannte Verdauung anheimfallen. Und der Stoff, der hierbei die Hauptrolle spielen dürfte, ist der Stickstoff des aus Eiweißkörpern zusammengesetzten Pilzprotoplasten in bereits komplizierter Bindung. N in Form von Salzen dürfte mit den übrigen Nährsalzen bei diesem Vorgang keine bedeutende Rolle spielen.

Es mag also zugestanden werden, daß die höhere Pflanze es versucht, sich an den Stellen, wo sie den Pilz eindringen läßt, einen gewissen Stickstoffgewinn zu sichern, gewissermaßen als Entgelt dafür, daß die befallenen Wurzeln nun auch in ihrer Weiterentwicklung stark gehemmt werden (s. S. 428). Ob jedoch die Pilze als solche notwendig sind, darüber lassen sich höchstens Vermutungen aussprechen.

Nun hat aber Ziegenspeck (46) kürzlich nachgewiesen, daß die mykotrophen Pflanzen ihren Stickstoff nicht in Form von Salzen der Salpetersäure, sondern mindestens in Form von Ammoniumverbindungen aufnehmen [1]), wenn nicht gar aus den Aminosäuren des

1) Eigene Versuche des Verfassers in dieser Richtung scheiterten. Es war gedacht, Vinca minor-Stecklinge, die in Leitungswasserkultur die ersten Adventivwurzeln gebildet hatten, in Nährlösungen mit verschiedenen N-Beigaben weiter zu kultivieren und an der Güte des fertig ausgebildeten Wurzelsystems zu beurteilen,

Bodens. Die Befunde bei der Reinkultur des Endophyten auf solchen Böden würden diese Anschauung unterstützen. Pfeffer (32) hat sich seinerzeit schon in diesem Sinne geäußert, Burgeff (4) hat dies auch für die Orchideenpilze nachgewiesen, und Miehe (28) tritt ebenfalls dafür ein. Nur mache ich insofern eine Einschränkung, als ich glaube, daß der vom Pilz aufgenommene Stickstoff eben nicht auf osmotischem Wege, sondern lediglich durch Resorption der Arbuskeln in komplizierterer Bindung der Pflanze anheimfällt.

Damit setze ich mich mit Frank (15) in Gegensatz zu Pfeffer (32) und Weyland (44). Letzterer vertritt im übrigen die Ansicht, daß der höheren Pflanze durch den Wurzelpilz die Aufnahme des Stickstoffs in Form von Harnstoff vermittelt wird.

Frank (15) hat die Ansicht vertreten, daß sich der Nährstoffgewinn, den die Pflanze von ihrem Symbionten hätte, eben aus der Tatsache der Verdauung ergäbe. Von ihm stammt der bekannte Vergleich mit der Insektivorie. Huber ist neuerdings (19) auf Grund seiner Beobachtungen an Liparis Loeselii zu derselben Ansicht gekommen. Burgeff schreibt diesem Vorgang ebenfalls eine gewisse Rolle zu. Noël Bernard (1) dagegen will die Phagozytose lediglich als „Verteidigungsmittel“ aufgefaßt haben, ihm schließt sich Weyland (47) an, indem er behauptet, es wäre mit der Verdauung wie mit einer Bakterieninfektion, die nicht genügend stark ist. Die Krankheitserreger würden im Blut von den Leukozyten erfaßt, getötet und schließlich resorbiert unter Erscheinungen, die den Vorgängen bei der Verdauung der Pilzhyphen ganz entsprächen.

Diesen Vergleich kann man mit Vorbehalt auch auf die Plasmoptysen-Mykorrhiza anwenden und in gewissem Sinne sogar noch besser als beispielsweise auf die Knäuelverpilzung der Orchideen. Die Betrachtungen über das Platzen der Arbuskeln und die Injektion artfremden Plasmas berechtigen im höheren Maße dazu. Der Vorbehalt ist nur der, daß bei einer Bakterieninfektion im tierischen Körper das Gesamtgewicht der resorbierten Bakterien im Vergleich

ob Nitrate oder Ammoniumsalze die bessere Stickstoffquelle sind. Sobald aber die Stecklinge in die Nährlösung kamen, stellten die Wurzeln das Wachstum alsbald ein und starben ab. Neue Adventivwurzeln wurden nicht angelegt. Selbst in $^{1}/_{10}$ n Nährlösung (nach A. Meyer) zeigte sich das gleiche Bild. Quantitative Bestimmungen von verschiedenen N-haltigen Nährlösungen, in denen fertig ausgebildete Wurzelsysteme längere Zeit gestanden hätten, würden auch kein sicheres Resultat geben, da die Wertbestimmungen infolge des trägen Wuchses von Vinca minor innerhalb der Fehlergrenze liegen.

zum Körpergewicht des infizierten Tieres ein verschwindendes ist. Anders ist es hier. Die Zahl der sogenannten „Verdauungszellen“ in der Rindenschicht einer stärker verpilzten Wurzel beträgt nach roher Zählung mindestens 10% sämtlicher Rindenzellen. Rechnen wir den Anteil am Gesamtprotoplasmagewicht einer Arbuskelzelle für jeden der beiden „Symbionten“ mit der Hälfte, so ergibt sich durch Resorption der eingedrungenen Pilzhyphen eine Gesamtzunahme von ca. 5%, bezogen auf das Gesamtprotoplasmagewicht sämtlicher Rindenzellen.

Da das resorbierte Pilzplasma in erster Linie aus Eiweißstoffen besteht, so ist auf jeden Fall ein nicht unbedeutender Stickstoffgewinn zu verzeichnen, womit der Einwand von Weyland und auch von Pfeffer für die Plasmoptysen-Mykorrhiza an Gewichtigkeit verlieren dürfte.

Die Beobachtung Ziegenspecks (46), daß mykotrophe Pflanzen im Vergleich zu nicht mykotrophen desselben Standorts ein schwach ausgebildetes Wurzelsystem haben, sei nicht unerwähnt. Ich erinnere daran, daß infizierte und nicht infizierte Vinca-Pflanzen dasselbe zeigen. Man könnte denken, daß die Mykotrophie somit wirklich ganz im Sinne Stahls einen Ersatz für ausgedehntes Wurzelsystem bietet, im Widerspruch damit steht allerdings die erwähnte geringe Anzahl der Kommunikationshyphen.

Daß der Pilz die höhere Pflanze aber in anderer Beziehung schädigt, dürfte auch keinem Zweifel unterliegen. Das zeigt deutlich das zurückgesetzte Wachstum infizierter Wurzeln und die gänzliche Einstellung des Wachstums von an der Spitze infizierten Wurzelspitzen. Hierfür ist wohl in erster Linie die physiologische Wirkung des Hyphenplatzens verantwortlich zu machen, das eine Revolution innerhalb der davon betroffenen Zellen auslöst und eine Umorganisation unter großem Energieaufwand notwendig macht, was auch durch das Verhalten des Zellkerns und des Nukleolus gekennzeichnet wird. In diesem Augenblick müssen alle verfügbaren Stoffe der Wurzel zur Abwehr und Unschädlichmachung des Eindringlings verwendet werden.

Der Verlust der Kohlehydrate dürfte die höhere Pflanze dagegen nicht allzu schwer treffen, und Vinca speziell ist eine immergrüne Pflanze. Dazu kommt, daß die Kohlehydrate des unverpilzten Drittels unangetastet bleiben. Der Pilz selbst scheint speziell auf Stärke und Zucker in höherer Konzentration eingestellt zu sein, was er in der ihm zusagenden Quantität im Rohhumus des Waldes nie finden kann.

Es ist also eher etwas für den Pilz zu postulieren, nämlich Stärke und Zucker in genügender Konzentration, und das findet er nur in der Wurzel der höheren Pflanze. Er wächst auch nur in Umgebung der Wurzel gut (S. 429). Somit ist er als Parasit zu betrachten, der in die Wurzeln eindringt, um optimale Lebensbedingungen zu haben. Daß er dabei mit einem Teil seines Körpers der höheren Pflanze zum Opfer fällt, schadet ihm nichts, er kann sich immer vom Bodenmyzel aus gewissermaßen regenerieren.

Ob hier noch von einer mutualistischen Symbiose gesprochen werden darf, lasse ich dahingestellt, es kommt nur darauf an, wie weit der Begriff Symbiose gefaßt wird. Burgeff (4, S. 7) hat diesen Begriff zu weit ausgedehnt, und seiner Definition nach könnte allerdings auch hier noch von einer Symbiose gesprochen werden. Denn er sagt: Die Symbiose ist in dem Augenblick gebildet, in dem Regulierung des Parasitismus eintritt, damit ist die Existenz der beiden Komponenten gesichert.

XI. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. Bei den Wurzeln der Asclepiadeen und Apocyneen findet sich eine sogenannte „Exodermis“, die aus Kurzzellen und Langzellen besteht. Diese sind verkorkt, jene aber nicht, besitzen dagegen eine distale Wandverdickung, die getüpfelt ist. Diese kalottenförmige Auflagerung besteht bei den Asclepiadeen aus zwei Schichten. Die äußere ergibt die Ligninreaktion, während die innere nach ihrem färberischen Verhalten aus einem Gemisch von Kallose und Pektinstoffen besteht. Die Nitratreaktion verläuft negativ. Bei den Apocyneen fehlt die verholzte Schicht.

2. Die Kurzzellen dienen bei der Infektion als Durchlaßzellen. Die Tüpfel der Kalotte benützt der Pilz als vorgebahnten Weg, um unter Bildung eines sogenannten Appressoriums in die Kurzzelle einzudringen. Am Passieren der Langzellen wird er durch die Korkschicht verhindert. Weiterhin breitet sich der Pilz nach allen Richtungen innerhalb der Wurzelrinde aus, ausschließlich der Endodermis. Er wächst sowohl inter- wie intrazellulär. Mit dem Eindringen der Pilzhyphen schwindet die Stärke der benachbarten Rindenzellen auf Distanz, ebenso erleiden die Gerbstoffschläuche eine Veränderung ihres Inhalts, werden aber nicht infiziert. Die Infektion tritt in der freien Natur das ganze Jahr über ein, bevorzugt sind jedoch die Monate März—Mai.

3. Es gibt keine sogenannte „Pilzwirtszellschicht“. Die Organe des Endophyten können sich daher an jeder beliebigen Stelle der Wurzelrinde finden, ausgenommen Epi- und Exodermis.

Terminale und interkalare Vesikel finden sich entweder inter- oder intrazellulär. Sie schließen sich selten mit einer Querwand gegen die Mutterhyphe ab und sind nicht als Propagationsorgane, sondern als Reservestoffbehälter aufzufassen.

Die Arbuskeln sind bäumchenförmig verzweigte Pilzhyphen, die in einem bestimmten Stadium an den Enden ihrer feinsten Auszweigungen stark mit Hämatoxylin färbbare Körnchen besitzen. Diese zeigen meist wölkchenförmige Anordnung, verteilen sich aber später ziemlich gleichmäßig über die ganze Zelle (granules Janses). Ihrer Entstehung nach sind sie Eiweißausfällungen, die dadurch zustande kommen, daß die Arbuskelenden infolge der im Wirtszellsaft vorhandenen freien Säuren platzen und ihren Inhalt in die Rindenzelle ergießen. Diese „Plasmoptyse“ wurde an dem in Reinkultur gezogenen Endophyten künstlich ausgeführt und erfolgte im Optimum bei einer Säurekonzentration von etwa 0,025 n HCl. Auf Grund dieser Tatsachen wird vorgeschlagen, diesem Typ der endotrophen Mykorrhiza den Namen „Plasmoptysen-Mykorrhiza“ zu geben.

Die Sporangiolen sind die letzten Reste des resorbierten Pilzes und bestehen in der Hauptsache aus der kollabierten Pilzmembran, doch ergeben sie auch bestimmte Eiweißreaktionen. Ob hierbei Pilz- oder Wirtseiweiß im Spiele ist, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Als desorganisierte Masse sind sie völlig strukturlos.

4. Der Kern der Arbuskelzelle vergrößert sich anläßlich der Plasmoptyse um ein Drittel seines früheren Wertes, der Nukleolus sogar um mehr als die Hälfte. Die beiden Maxima fallen jedoch zeitlich nicht zusammen, sondern der Kern nimmt bereits wieder ab, während der Nukleolus noch zunimmt. Es sind Beziehungen anzunehmen zu einer gewissen Gegengiftbildung anläßlich der Injektion artfremden Plasmas einerseits und zur weiteren „Assimilation“ des nun unschädlich gemachten Pilzplasmas andererseits.

5. Das Wurzelwachstum wird durch den Pilz erheblich beeinträchtigt, mitunter sogar zum Stillstand gebracht. Andererseits erscheint er im Boden an die unmittelbare Nähe der Wirtspflanze gebunden. In der Kultur zeigten auch die oberirdischen Teile von

pilzfrei gezogenen Vinca minor-Individuen eine weitaus üppigere Entwicklung als solche von infizierten.

6. Vinca minor ist obligat mykotroph, ungefähr zwei Drittel des Wurzelsystems ist verpilzt, der Rest ist pilzfrei. Die Anzahl der Verbindungshyphen zwischen Außen- und Innenmyzel im Vergleich zu den intakten Wurzelhaaren ist spärlich. Reger Stoffwechsel vermittelst der Kommunikationshyphen findet nicht statt.

7. Es gelingt, den Wurzelpilz von Vinca und Vincetoxicum auf 1,5% Leitungswasseragar mit $^1/_{20}$% Stärke als C-Quelle zu isolieren. Er sieht auf bestimmten Nährboden den Orchideenpilzen zum Verwechseln ähnlich, weshalb vorgeschlagen wird, ihn ebenfalls zur Gattung Rhizoctonia zu stellen (Rhizoctonia Apocynacearum). Doch unterscheidet er sich von diesen hauptsächlich durch seine geringere Wachstumsgeschwindigkeit sowie durch seine ungemein große Variabilität in der Wuchsform der Gesamtkultur.

8. Das üppigste Wachstum zeigt der Pilz, abgesehen von Peptonböden, auf 2% Stärkeagar. Von N-Quellen bevorzugt er Aminoverbindungen. Gelatine wird verflüssigt. Niedrige Zuckerkonzentrationen verursachen bedeutende Wachstumshemmungen (pinienförmigen Wuchs). Das erinnert an die Arbuskelbildung und legt den Gedanken nahe, daß es möglicherweise auch im Innern der Wirtspflanze bestimmte Zucker-Arten oder -Konzentrationen sind, die die Arbuskelbildung auslösen.

9. Die künstliche Synthese vollzieht sich nur, wenn das Substrat stark austrocknet.

10. Wegen der geringen Anzahl der Kommunikationshyphen und des unbedeutenden Stoffwechsels innerhalb oder entlang dieser kann die Stahlsche Nährsalztheorie kaum in Betracht kommen. Es kann ein Vorteil für den Wirt in Anlehnung an Frank höchstens darin gesehen werden, daß sich die befallene Pflanze durch „Assimilation“ der durch Plasmoptyse unschädlich gemachten Pilzhyphen einen gewissen Stickstoffgewinn sichert. Andererseits muß aber doch darauf hingewiesen werden, daß durch den Pilz das Wurzelwachstum empfindlich beeinträchtigt wird, daß der Pilz Stärkespezialist ist und sich von der unmittelbaren Umgebung der Wirtspflanze abhängig zeigt, daß in der freien Natur schon ein Drittel des ganzen Wurzelsystems ohne Pilz auskommen kann, zuletzt endlich, daß in der Kultur unter sonst gleichen Bedingungen pilzfreie Pflanzen im Vergleich zu infizierten bedeutend besser gedeihen. Mithin wäre von einer wirklichen Symbiose nur dann zu

sprechen, wenn man beweisen könnte, daß gegenüber all diesen Schädigungen der Gewinn an Stickstoff durch Resorption der Arbuskelhyphen ein genügendes Äquivalent ist.

München-Nymphenburg, Botan. Institut der Universität,
im Februar 1923.

Literaturverzeichnis.

1. Bernard Noël, L'evolution dans la Symbiose. Ann. d. Sc. Nat., Tome IX. Paris 1909.
2. Ders., Les Mycorrhizes des Solanum. Ann. d. Sc. Nat. Extrait.
3. Bierberg, W., Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport in den Pflanzen. Flora, Bd. XXXIX. 1909.
4. Burgeff, H., Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. Jena 1909.
5. Ders., Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen. Jena 1911.
6. Ders., Symbiose, Handw. d. Bioch. d. Naturw., Bd. IX. Jena 1913.
7. Busich, E., Die endotrophe Mykorrhiza der Asclepiadaceae. Vhdlgn. d. K. K. Zool. Bot. Ges., Bd. LXIII. Wien 1913.
8. Claussen, P., Entwicklunggeschichtl. Untersuchungen über den Erreger der als Kalkbrut bez. Krankheit der Bienen. Arb. aus der Biol. Reichsanstalt, Bd. X, Heft 6. 1921.
9. Christoph, H., Untersuchungen über die mykotrophen Verhältnisse d. Ericales und die Keimung von Pirolaceen. Beiheft zum Botan. Zentralbl., Bd. XXXVIII, Abt. 1. 1921.
10. Demeter, K., Vergleichende Asclepiadeenstudien. Flora, Bd. CXV. 1922.
11. Faber, F. C. v., Das erbliche Zusammenleben von Bakterien u. trop. Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LI. 1912.
12. Fischer, A., Vorlesungen über Bakterien. Jena 1903.
13. Ders., Über Plasmoptyse bei Bakterien. Ber. D. Bot. Ges., Bd. XXIV. 1906.
14. Frank, B., Über die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza. Ber. D. Bot. Ges. 1888.
15. Ders., Über die auf Verdauung durch Pilze abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorrhizen begabten Pflanzen. Ber. D. Bot. Ges., Bd. IX. 1891.
16. Gallaud, J., Études sur les Mycorrhizes endotrophes. Rev. gén. de Bot., Tome XVII. 1905.
17. Garbowsky, L., Plasmoptyse und Abrundung bei Vibrio Proteus. Ber. D. Bot. Ges., Bd. XXIV. 1906.
18. Hoeber, R., Physikalische Cemie der Zelle und der Gewebe. Leipzig 1922.
19. Huber, Br., Zur Biologie der Torfmoosorchidee Liparis Loeselii Rich. Sitz.-Ber. d. Ak. d. Wiss., Wien, Abt. I, Bd. CXXX.

20. Janse, J. M., Les Endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Ann. d. Jard. Bot. d. Buit. 1897.
21. Juel, H. O., Beitrag z. Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Bih. till K. Svenska Vet. Akad. Handl., Bd. IX. 1884.
22. Kroemer, K., Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibl. Bot., Heft 59, Stuttgart 1903.
23. Kusano, S., Gastrodia elata and its Symbiotic Association with Armillaria mellea, Journal of College of Agriculture. Tokyo 1911.
24. MacLuckie, J., Studies in Symbiosis. Proceedings of the Linn. Soc. of New Southwales, Part III. 1922.
25. Magnus, W., Studien an der endotrophen Mykorrhiza von Neottia Nidus Avis. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV. 1900.
26. Magrou, J., Symbiose et Tuberisation. Ann. d. Sc. Nat., 10. Série, Tome III. Paris 1921.
27. Maige, A., Influence de la Nutrition organique sur le Noyau des cellules vegetales. Réunion Biol. de Lille. 1922.
28. Miehe, H., Anat. Untersuchung der Pilzsymbiose bei Casuarina equisetifolia nebst einigen Bemerkungen zum Mykorrhizenproblem. Flora 1918, Stahl-Festschrift.
29. Molisch, H., Mikrochemie der Pflanze. Jena 1921.
30. Müller, K. O., Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Pilzmyzels. Beitr. z. Allg. Botanik, Bd. II. 1922.
31. Noack, Kurt, Beiträge zur Biologie der thermophilen Organismen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. LI. 1912.
32. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Leipzig 1897.
33. Rayner, M. Ch., Obligate Symbiosis in Calluna vulgaris. Ann. of Bot. Vol. XXIX. 1915.
34. Rexhausen, L., Über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. Cohns Beitr. z. Biologie d. Pflanzen, Bd. XIV. 1920.
35. Ridler, W. F. F., The Fungus present in Pellia epiphylla. Ann. of Bot. Vol. XXVI. 1922.
36. Saccardo, P. A., Sylloge Fungorum, Vol. XIV.
37. Shibata, K., Zytologische Untersuchungen über die endotrophen Mykorrhizen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVII. 1902.
38. Stahl, E., Der Sinn d. Mykorrhizenbildg. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIV. 1900.
39. Stern, K., Über negative Osmosen und verwandte Erscheinungen. Ber. D. Bot. Ges., Bd. XXXVII. 1919.
40. Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie. Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie, Bd. II. Berlin 1921—22.
41. Tunmann, O., Pflanzenmikrochemie. Berlin 1913.
42. Úlehla, V., und Morávek, V., Über die Wirkung von Säuren und Salzen auf Basidiobolus ranarum. Ber. D. Bot. Ges., Bd. XL. 1922.
43. West, C., On Stigeosporium Marattiacearum and the Mykorrhiza of the Marattiaceae. Ann. of Bot., Vol. XXI. 1917.
44. Weyland, H., Zur Ernährungsphysiologie mykotropher Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LI. 1912.
45. Wiesner, J., Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907.

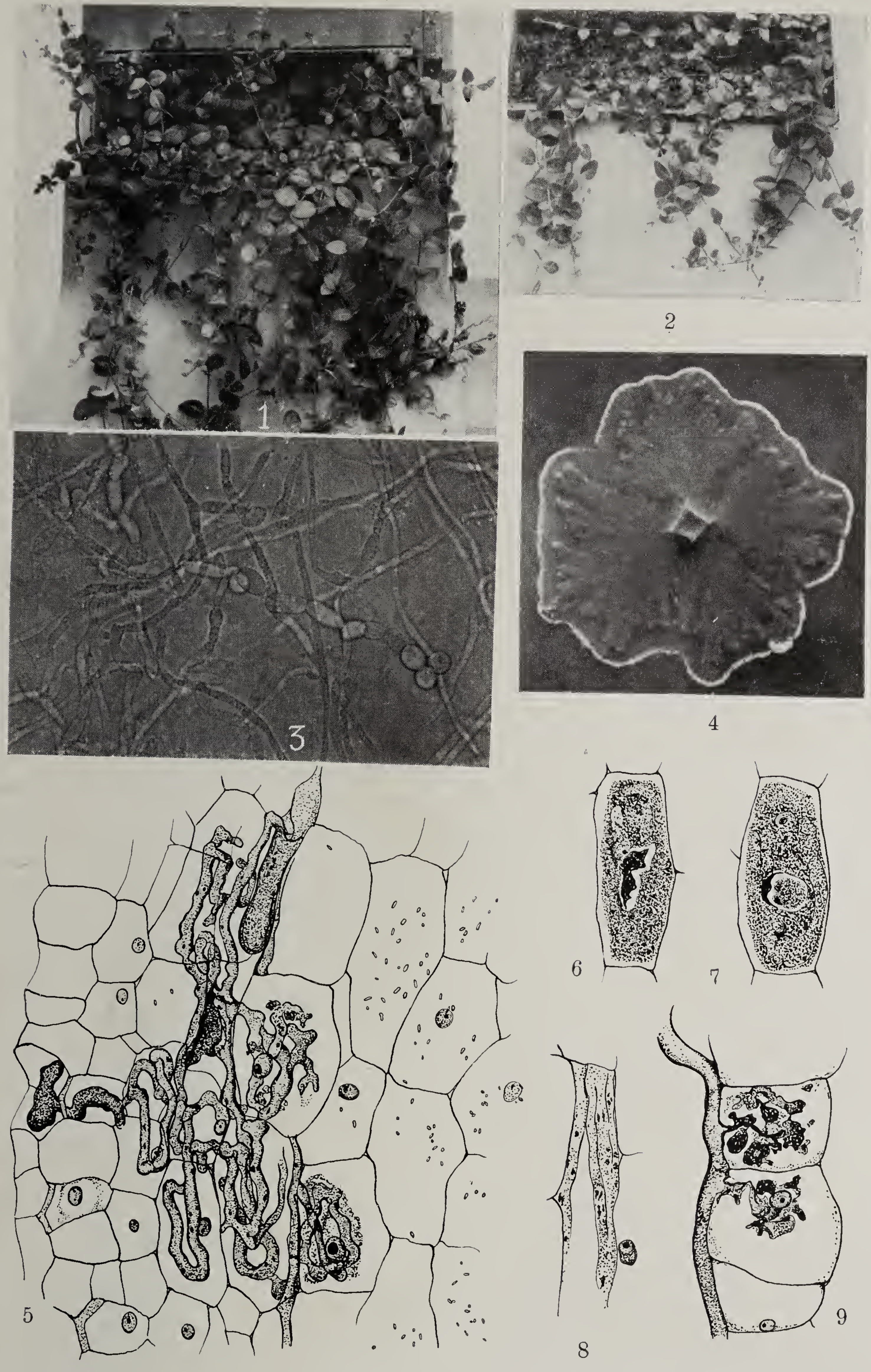
46. Ziegenspeck, H., Lassen sich Beziehungen zwischen dem Gehalt an Basen in der Asche und dem Stickstoffgehalt der Pflanzen aufstellen usw.? Ber. D. Bot. Ges., Bd. XL. 1922.
47. Zweigelt, F., Beiträge zur Kenntnis des Saugphänomens der Blattläuse usw. Zentralbl. f. Bakt. u. Parasit., 2. Abt., Bd. XLII. 1914.

Erläuterung der Figuren auf Tafel VII.

1. Vinca minor pilzfrei (auf $^1/_{10}$ verkleinert).
2. Vinca minor infiziert (auf $^1/_{10}$ verkleinert).
3. Wurzelpilz von Vinca (Rhizoctonia Apocynacearum) mit Konidien in Reinkultur. Vergr. 218fach.
4. Dendritenförmiger Wuchs des Vinca-Pilzes mit sekundärem Myzel auf 1% Saccharose-Agar. Vergr. $^4/_5$.
5. Infektionsstelle, in etwas tangentialem Längsschnitt. Vergr. 346fach.
6. und 7. Körnchenbildung nach der Plasmoptyse, Übergang zur Sporangiolenbildung. Vergr. 358fach.
8. Interzelluläre Hyphen mit „Paarkernen“. Vergr. 358fach.
9. Fertige Sporangiolen. Vergr. 456fach.

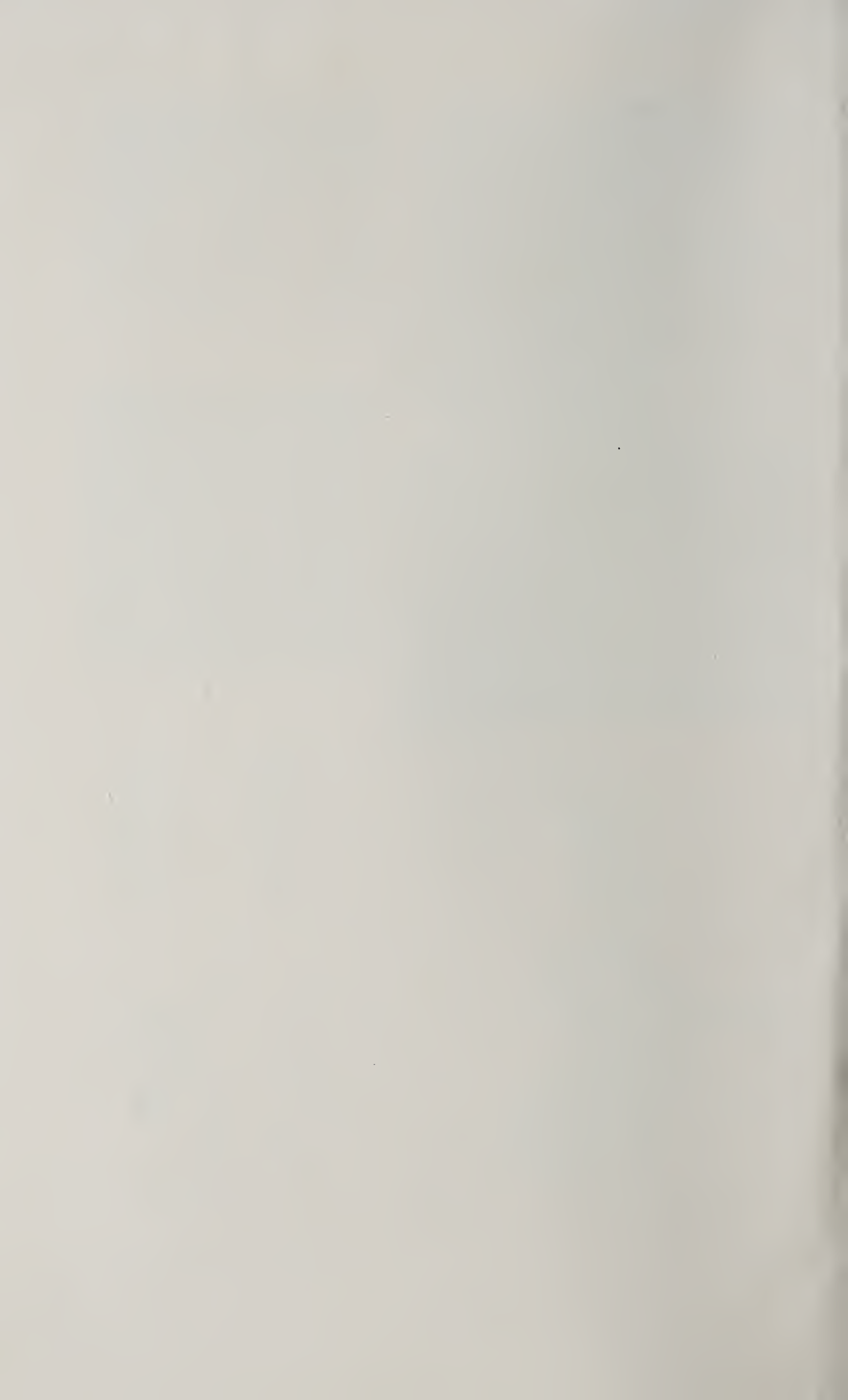
Berichtigung.

S. 417, Zeile 14 von oben statt Moàvek lies Moràvek.
S. 417, „ 34 „ „ „ Sicherheiit lies Sicherheit.
S. 440, Textzeile 5 von unten lies: f Agar faltig (zusammenziehend).
S. 445, Zeile 7 von unten lies: (s. S. 412).



Demeter.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



Zur Kenntnis der Brutzwiebeln von Lycopodium Selago und L. lucidulum.

Von **Viktor Czurda** (Prag).

Mit 7 Abbildungen im Text.

Noch in der vorletzten Auflage seiner Organographie hat Goebel das Abspringen der Brutzwiebeln von Lycopodium Selago nur aus einer Mitteilung von Lloyd her gekannt. In der jüngsten Auflage dieses Werkes (1915—1918) ist sie ihm aus eigener Erfahrung geläufig. Das Abspringen ist eine ziemlich auffallende Erscheinung. Allein die Frage nach seinen Bedingungen und Ursachen ist, soweit mir bekannt ist, noch nicht gestellt und beantwortet worden. Daher schien es lohnend zu sein, den Mechanismus und andere daran anschließende Erscheinungen einer genaueren Untersuchung zu unterziehen.

Die Anregung sowie einen Teil des Untersuchungsmaterials erhielt ich vom Herrn Prof. Dr. E. G. Pringsheim. Ihm danke ich gleich an dieser Stelle hierfür sowie für die zahlreichen während der Untersuchung erhaltenen Winke.

Das von ihm zur Untersuchung bereitgestellte Material stammt aus dem Riesengebirge. Weiteres lebende Material und Beobachtungen sammelte ich im Böhmerwald (Dreisesselberg, Kubani), im Hochgesenke (Peterstein, Altvater, Hochschar). Überdies standen mir mehrere Pflanzen im Botanischen Garten der Deutschen Universität zu Prag zur Verfügung, die vor 2 Jahren ebenfalls aus dem Riesengebirge hierhergebracht worden sind. Die morphologisch-anatomischen Angaben über Lycopodium lucidulum sind auf Grund von Herbarmaterial, das mir vom Botanischen Institut der Deutschen Universität in Prag zur Verfügung gestellt wurde, gemacht. Ein Teil dieses Materials stammte von Neu-Seeland, der andere von St. Louis, Nordamerika.

Zur Morphologie und Anatomie.

Die morphologischen Verhältnisse der Brutzwiebeln sind bereits durch eine Reihe von Publikationen, hauptsächlich Cramer 1855[1]), Hegelmaier 1872, Arcangeli 1874[1]), Goebel 1915—1918 bekannt,

1) In diese beiden Arbeiten konnte ich leider nicht Einsicht nehmen.

so daß hier diese Verhältnisse bloß der Vollständigkeit wegen erwähnt werden sollen.

Am Sproß von Lycopodium Selago findet sich eine meist nur in den untersten Partien deutlich ausgeprägte $^1/_8$-Stellung der Laubblätter[1]). In ihren Achseln stehen die Sporangien. Diese sind aber auffallenderweise nicht über den ganzen Sproß gleichmäßig verteilt, sondern zonenweise angeordnet, und zwar so, daß auf eine solche Zone eine etwa ebenso breite Zone sporangienloser Laubblätter folgt (s. Fig. 1). Daneben stehen am Sproß, und zwar an den älteren Partien desselben meist auf der Außenseite (— bezogen auf die ganze

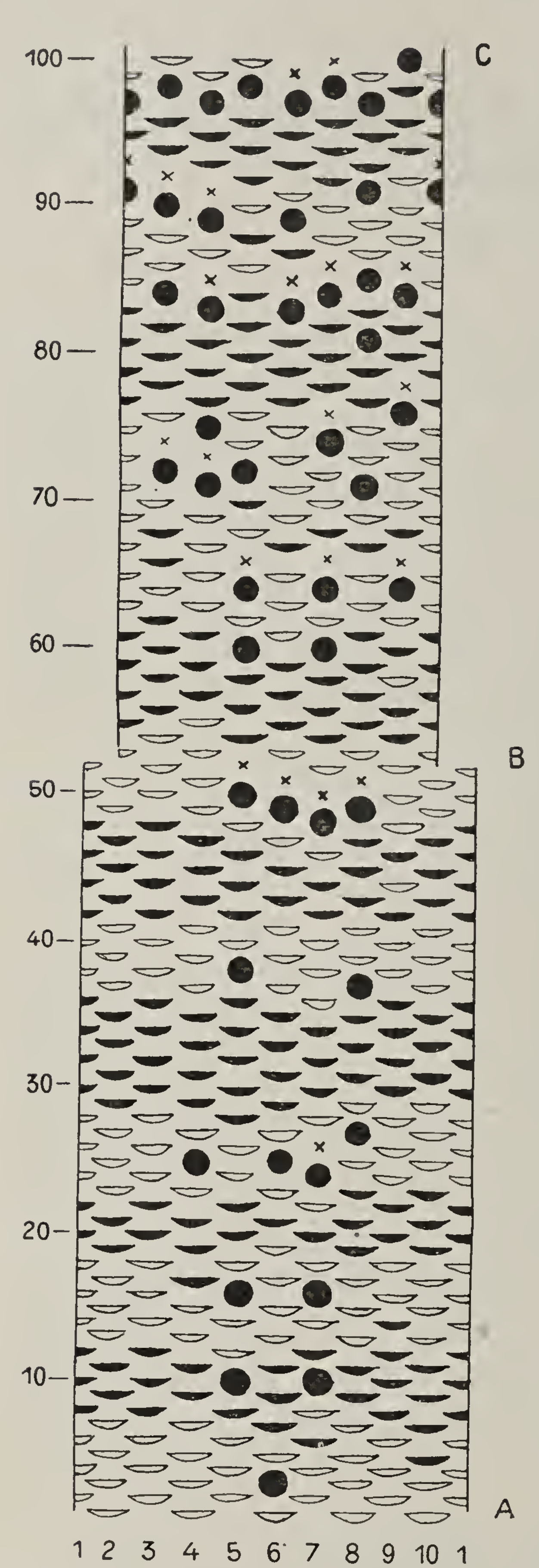


Fig. 1. Lycopodium Selago. Beblätterungsschema eines Sproßstückes zwischen zwei aufeinanderfolgenden Verzweigungen (A—C) ca. 12 cm lang. Pflanze aus einem Fagusbestand in 800 m Seehöhe, Freiwaldau. Von A—B $^1/_{10}$-, von B—C $^1/_8$-Blattstellung. In der Höhe von B sind Zeile 4 und 5, Zeile 10 und 1 in eine zusammengezogen gedacht. „▼“ Laubblatt mit Sporangium in der Achsel, „▽“ Laubblatt ohne solches. „●“ Brutzwiebelanlage. „✲“ ein hypothetisch angenommenes Laubblatt, um das Schema aufrecht zu erhalten.

Pflanze —) Kurzsprosse[2]), deren oberer Teil zu Brutzwiebeln umgestaltet in den Dienst der vegetativen Vermehrung gestellt ist (Goebel 1915—1918). Diese einseitige Anordnung ist meist an Pflanzen zu beobachten, die von sonnigen Stand-

1) Braun (zit. nach Hegelmaier 1872) führt $^3/_8$, $^2/_7$, $^2/_9$, $^2/_{11}$-Blattstellung, 4- und 5-gliedrige Wirtel an. Hegelmaier fand an kräftigen $^2/_9$, an schwächlichen Sproßstücken $^2/_7$-Blattstellung. Aus diesen Angaben ersieht man, wie die Blattstellung wechseln kann. Hegelmaier weist übrigens schon selbst darauf hin. Im Anschluß an die eben zitierten Befunde sagt er: „Anderwärts mag es sich aber anders verhalten.“

2) Im weiteren sei der Kurzsproß auch als Brutzwiebel- und Brutknospenanlage bezeichnet.

orten über der Baumgrenze stammen. Der Wuchs solcher Pflanzen ist gedrungen, ihre Höhe verhältnismäßig gering. Die Sproßstücke zwischen zwei aufeinanderfolgenden Verzweigungen dieser Exemplare sind kurz und mit wenigen Kurztrieben versehen. Die weit höheren Pflanzen schattiger Standorte (Fagusbestand 800 m Freiwaldau) zeigen hingegen eine lockerere Beblätterung. Die Sproßstücke zwischen zwei aufeinanderfolgenden Verzweigungen sind hier wesentlich länger. An den untersten Partien des Stengels zeigen sich die Kurztriebe ebenfalls einseitig verteilt wie in dem vorhin besprochenen Fall. Aber, je höher sie am Sproß inseriert sind, desto zahlreicher werden sie und umstellen an entsprechend alten, also entsprechend hohen Pflanzen den ganzen Stengelumfang (Fig. 1). In beiden Fällen lassen auch die Kurzsprosse ihre nur periodisch erfolgende Anlage erkennen. Auch sie stehen nämlich in Zonen angeordnet am Sproß wie die Sporangien. Ihre Stellung zu den Sporangien ist unregelmäßig. An manchen Pflanzen glaubt man allerdings bisweilen die gegenseitige Stellvertretung zu erkennen. Doch aus eingehender Untersuchung an zahlreichen Pflanzen geht deutlich hervor, daß diese Annahme unzutreffend ist (s. Fig. 1). Sie stehen bald in der Sporangienzone, bald an ihrer Grenze oder sogar außerhalb. Von Interesse ist ferner die Erscheinung, daß die periodisch erfolgende Anlage von Kurzsprossen an allen Zweigen einer Pflanze gleichartig und gleichzeitig erfolgt. Bloß die im Wachstum auffallend zurückbleibenden Zweige weichen von diesem Synchronismus ab; meist mangeln diesen überhaupt Sporangien und Kurzsprosse. Der naheliegende Gedanke, daß hier eine Art Jahresringbildung vorliegt, trifft nicht zu. Kurzsproßzonen werden im Jahre mehrmals angelegt. Meine unter der Glocke im feuchten Raum gehaltenen Stöcke haben in der Zeit von 4 Monaten bereits die dritte Kurzsproßzone angelegt. An den gleichalten Freilandstöcken ist in der gleichen Zeit die zweite zur Ausbildung gelangt. Auch der klimatisch bedingte Wechsel der Standortsbedingungen kann, wie mir scheint, nicht der ausschlaggebende Faktor bei der Anlage der vegetativen Vermehrungsorgane sein. Denn am natürlichen Standort stehen vielfach Pflanzen mit und ohne Brutzwiebeln so hart nebeneinander, daß Milieuverschiedenheit nicht gut anzunehmen ist. Experimentell wurde die Frage nicht weiter untersucht.

Hegelmaier (1872) kam auf Grund des Studiums der Entwicklung der Brutknospen zur Ansicht, daß sie „rücksichtlich ihres Ursprungsortes einfach die Stelle von Laubblättern“ vertreten. „Sie bilden sich da, wo nach der Anordnung der Blätter an dem betreffenden Stengelscheitel ein solches hervortreten würde (Fig. 44, 48) und stehen nicht in den Achseln eines präexistierenden Tragblattes.“

Solange die Brutzwiebeln einzeln oder wenigstens spärlich stehen, lassen sie sich zwanglos in das Blattstellungsschema an Stelle eines Blattes einordnen. Je zahlreicher sie aber in den Zonen auftreten, desto unklarer wird über ihnen das sonst leicht auffindbare Blattstellungsschema.

Für die Richtigkeit der Hegelmaierschen Anschauung spricht auch noch der Abgang des Gefäßbündels der Brutzwiebelanlage vom Zentralzylinder, der etwa 2 mm unterhalb der Insertionsstelle der Anlage erfolgt. Nach Jeffrey lassen bei den Pteridophyten nur die Leit-

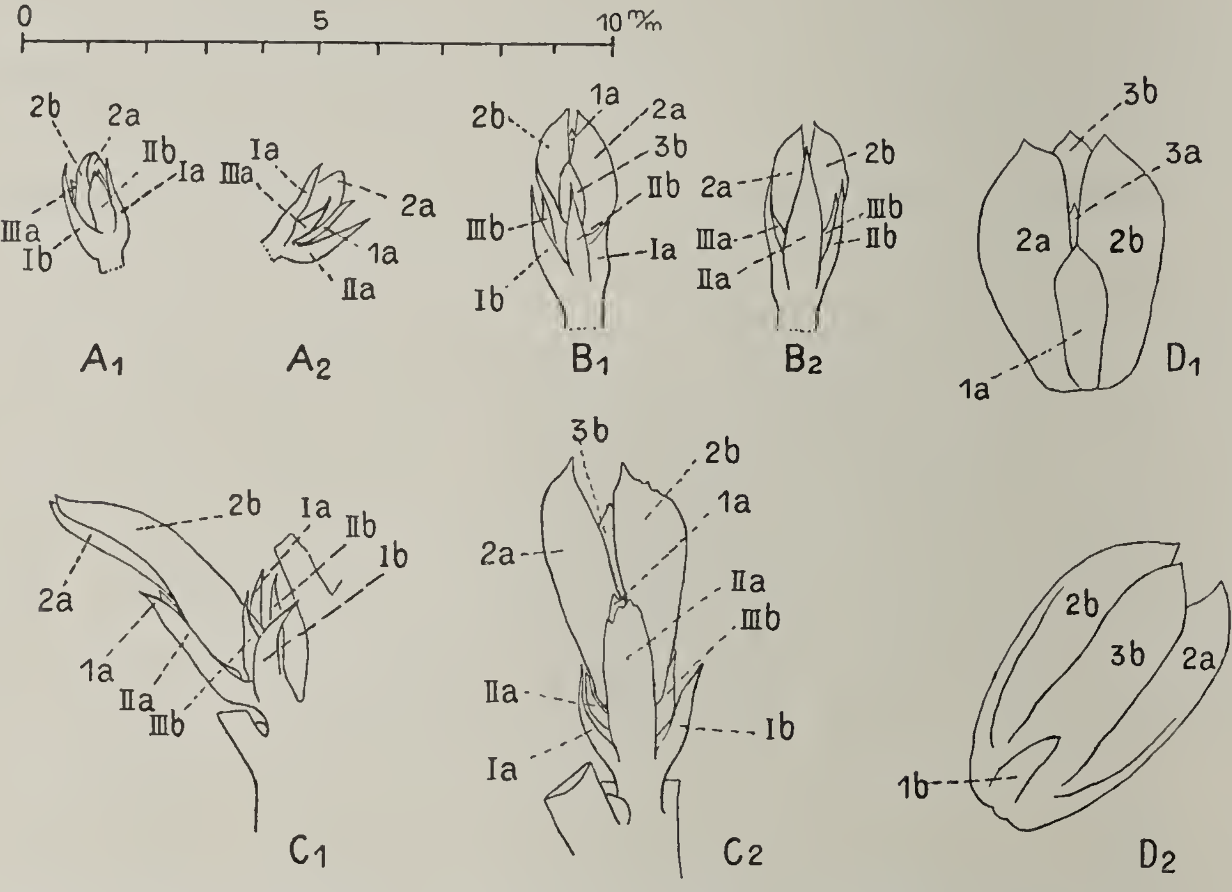


Fig. 2. Lycopodium Selago. A—C, drei verschieden alte Brutzwiebelanlagen in zwei Ansichten. D_1 eine abgesprungene Brutknospe von unten, D_2 eine andere von oben gesehen. Alle Zeichnungen bei 7facher Vergrößerung mit dem Zeichenapparat entworfen. Die Numerierung der Blättchen von unten nach oben, und zwar die des Knospenschuppenbechers mit römischen, die der Brutknospe mit arabischen Ziffern.

bündel der Sprosse, nicht aber die Blattspuren bei ihrem Abgang aus dem Zentralzylinder eine Lücke zurück. Mikrotomschnittserien zeigen mir, daß bei Lycopodium Selago die Leitbündel der Brutzwiebeln, die übrigens im Querschnittsbild in nichts von den Blattspuren zu unterscheiden sind, ebenso von den Hadromleisten außen abbiegen und ebenso keine Lücke lassen wie die Blattspuren. An einem beliebigen Stengelquerschnitt kann überhaupt nicht erkannt werden, ob ein bestimmter Leitbündelquerschnitt einem Blatt oder einer Brutzwiebelanlage angehört, wenn nicht das Leitbündel bis in das zugehörige Organ verfolgt wird.

Bei näherer Betrachtung des Kurzsprosses fällt seine scharf ausgeprägte Zweiteilung auf. Der untere Teil der Kurzsproßachse ist im jugendlichen Stadium noch kurz und wird erst nach vollendeter Ausbildung des oberen Teiles gestreckt. Er trägt im obersten Teil drei dekussiert stehende Blättchenpaare (Knospenschuppen nach Goebel), und zwar je ein Blättchen (Ia, Ib) beiderseits der Medianebene als erstes Paar, dann zwei in der Medianebene gelegene (IIa, IIb), von denen das äußere (das untere) bedeutend größer und kahnförmig gestaltet ist (IIa), als zweites Paar, und schließlich zu oberst rechts und links je eines als drittes Paar (IIIa, IIIb) (Fig. 2 und 3). Diese drei Blattpaare sind zusammengedrängt und schließen zu einem Becher (Knospenschuppen- oder Blattschuppenbecher) zusammen, in dem der obere Teil des Kurzsprosses, die Brutzwiebel, sitzt. Die unterhalb des Blattschuppenbechers befindliche Kurzsproßachse — der Kürze wegen sei sie von nun an als „Kurzsproßstiel" bezeichnet — streckt sich nach Ausbildung der Brutzwiebel und krümmt sich gleichzeitig auswärts. Dadurch wird der Blattschuppenbecher mit der darin sitzenden Brutknospe aus den Laubblättern herausgehoben und wagrecht gestellt (Goebel 1915—1918).

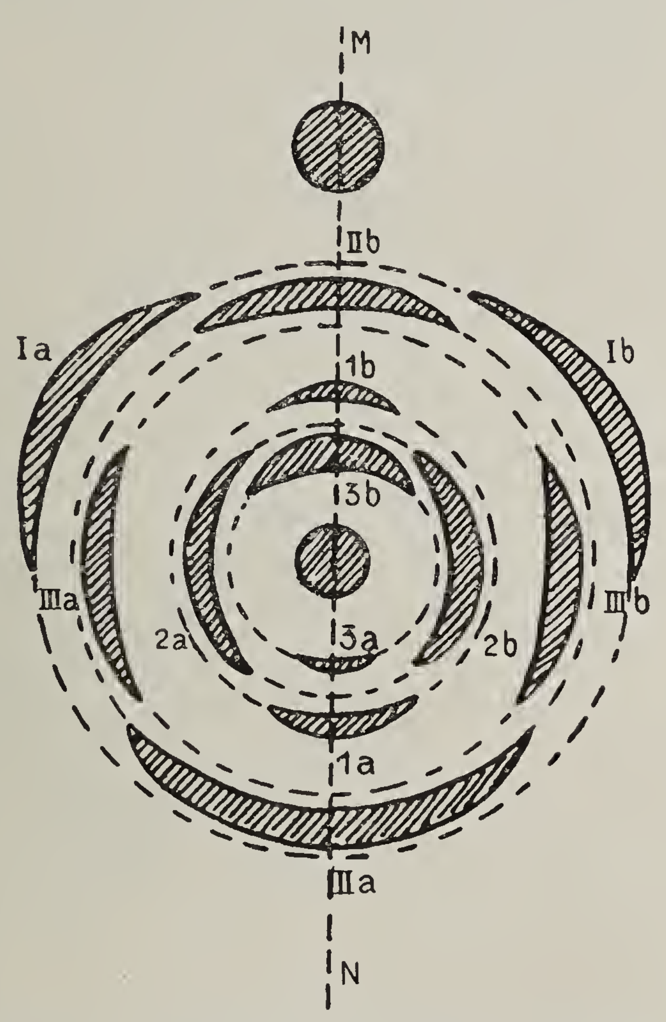


Fig. 3. Lycopodium Selago. Beblätterungsdiagramm einer Brutzwiebelanlage. Die drei äußeren Kreise der mit römischen Ziffern versehenen Blättchen: der Knospenschuppenbecher, die drei inneren Blättchenkreise mit arabischen Ziffern: die Brutzwiebel. Blättchen IIa stellt das Schleuderblatt dar. M—N, Medianebene.

Die am Aufbau dieses Teiles der Kurzsproßachse beteiligten Gewebe gleichen in ihren Elementen denen des Hauptsprosses. Die drei äußersten Zellagen, die Epidermis und die beiden unter ihr liegenden Zellschichten sind aus starkwandigen und stark getüpfelten Zellen aufgebaut. Ihre Tüpfel sind größtenteils elliptisch geformt und quer zur Längsachse der Zellen gestellt. Die Außenfläche der Epidermis ist mit einer derben Kutikula überzogen. Das übrige Parenchym ist bedeutend dünnwandiger, dabei aber gleichfalls dicht getüpfelt. Axial wird die Kurzsproßachse von einem Gefäßbündel durchzogen.

Das durch seine Größe und Gestalt auffallende Blättchen (IIa) zeigt trotz seiner Starrheit keinen von den Laubblättern wesentlich abweichenden anatomischen Bau. Bei völliger Abwesenheit irgendwelcher mechanischen Gewebe ist seine erhebliche Starrheit hauptsächlich durch die kahnförmige Wölbung bedingt. Diese Starrheit wird überdies noch dadurch erhöht, daß die langgestreckten Mesophyllzellen mit ihrer Längsachse annähernd in der Richtung der Drucklinien angeordnet sind, welche vom Kiel des Blattes nach vorn-aufwärts ausstrahlen. Hinsichtlich des lockeren Mesophylls, der Epidermis und des Spaltöffnungsreichtumes gleicht es vollkommen einem Laubblatt. Wegen seiner später zu erörtenden Funktion beim Abschleudern der Brutzwiebel sei es als „Schleuderblatt" bezeichnet.

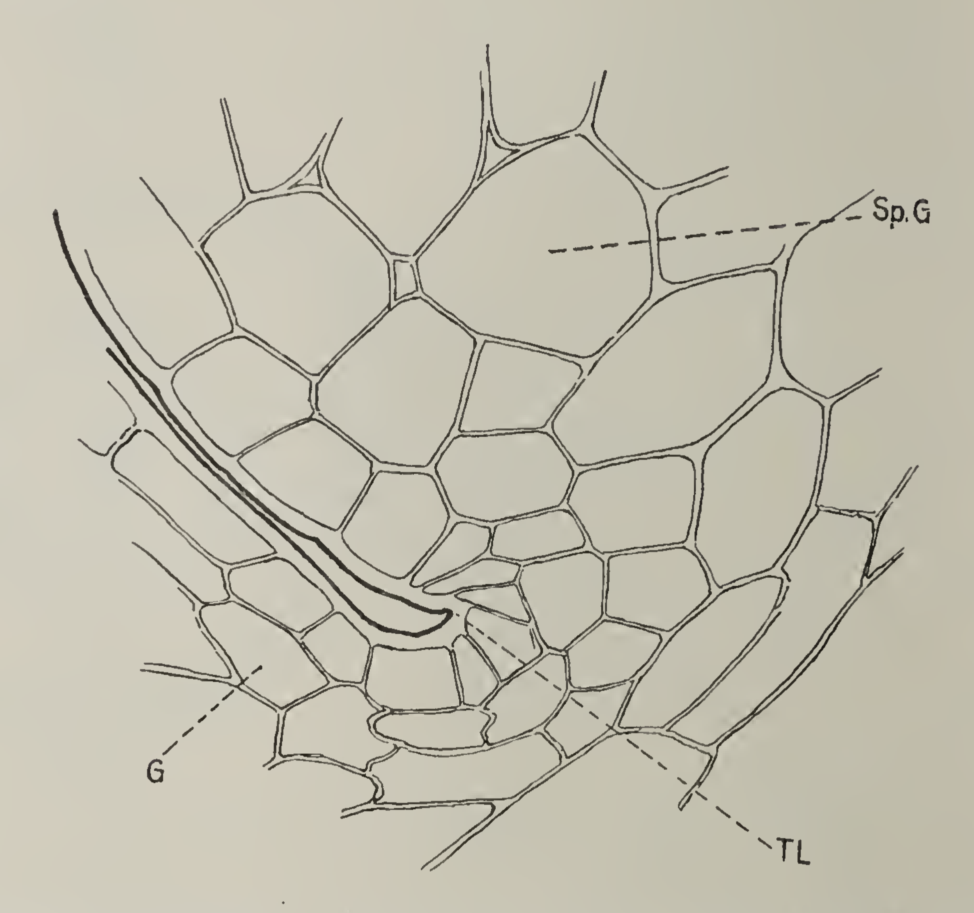


Fig. 4. Lycopodium Selago. Medianschnitt durch den Brutzwiebelstiel auf der dem Schleuderblatt abgekehrten Seite. TL, längs dieser Linie erfolgt annähernd das Durchreißen des Brutzwiebelstieles. SpG, Speichergewebe der Brutzwiebel. G, der Grund des Blattschuppenbechers.

Die übrigen Blättchen dieses Kurzsproßteiles sind unscheinbar, flach, schuppenförmig, dabei weich und als Assimilationsorgane ebenso wie die Laubblätter organisiert. Mitten in dem von ihnen gebildeten Becher sitzt auf dünnem Stiel die Brutzwiebel. Der im Verhältnis zum Kurzsproßstiel auffallend kleine Querschnitt dieses Stieles stellt offensichtlich eine präformierte Stelle dar. Hier erfolgt auch die Abtrennung der Brutknospe vom unteren Teil des Kurzsprosses. Die Zellen des Brutzwiebelstieles sind dünnwandig und flach getüpfelt und lückenlos aneinander-

gefügt; seine Epidermis mit mäßig starker Kutikula versehen (Fig. 4 und 5). Eine weitergehende Präformation der Abbruchstelle, die man erwarten könnte, ist aber nicht vorhanden. Ein Gefäßbündel mit 6—8 Tracheiden zieht durch den Stiel in die Brutzwiebel. Auffällig ist weiterhin die ungleiche Länge dieses Stieles auf den verschiedenen Stellen seines Umfanges. Auf der dem Schleuderblatt zugekehrten Seite ist er mehrere Zellängen hoch. Auf den übrigen Stellen seines Um-



Fig. 5. Lycopodium Selago. Medianschnitt durch den Brutzwiebelstiel nach dem Abspringen der Brutzwiebel; rechts die Schleuderblattseite. A—B Trennungslinie.

fanges liegt aber die Epidermis der Brutzwiebelblättchen 1b, 2a und 2b dicht auf den Schuppenblättchen auf, so daß hier kaum von einer Stiellänge gesprochen werden kann (Fig. 4 und 6). Gerade diese Verhältnisse sind von den bisherigen Beobachtern — soweit ich die Literatur durchsehen konnte — nicht genügend genau festgehalten worden. Bei der Besprechung des Ablösungs- und Abschleuderungsvorganges wird es deutlich hervortreten, wie wichtig diese eigentümlich ausgebildete

Stelle für den Abschleuderungsvorgang ist. Diese Abbruchstelle gewinnt insofern noch weiteres Interesse, weil wir in unserem Fall ein Beispiel vor uns haben, bei dem die Trennungsfläche nicht vorgebildet wird, sondern wie wir später sehen werden — die Bruchfläche mitten durch die Zellen geht, so daß die Zellen in dieser Fläche entzweigerissen werden.

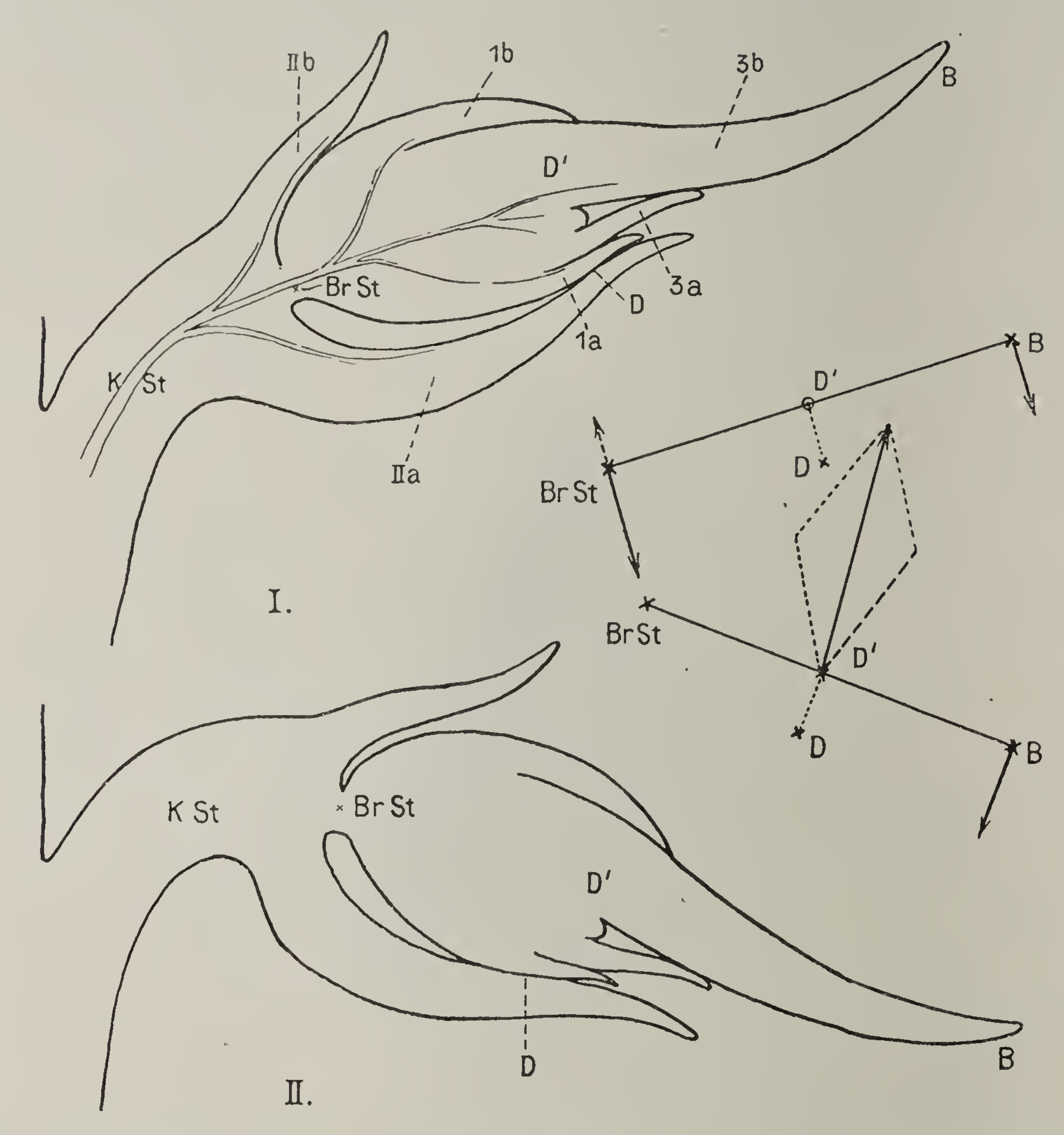


Fig. 6. Lycopodium Selago. Zwei Längsschnitte durch eine Brutzwiebelanlage. I. Nach der Natur. II. Etwas schematisiert. KSt. Kurzsproßstiel, BrSt. Brutzwiebelstiel. IIa. Schleuderblatt.

Der obere Teil des Kurzsprosses, die Brutzwiebel, besitzt ebenfalls dekussiert stehende Blattpaare. Als erstes müssen die beiden in der Medianebene gelegenen, kleinen Blättchen Ia und Ib angesprochen werden (Fig. 2, 3), denn sie liegen mit dem obersten Knospenschuppenblattpaar IIIa und IIIb dekussiert. Weiter läßt sich feststellen, daß ihre Blattspuren früher vom Hauptstrang abzweigen und daß ihre Entwicklung früher vor sich geht, als es bei den großen, flügelartig asymmetrisch verbreiteten Blättchen des nächsthöheren Blattpaares der Fall

ist. Goebel dagegen spricht die beiden asymmetrischen großen Blättchen als das erste Blattpaar der Brutzwiebel an.

Diese letztgenannten Blättchen (2a und 2b) werden beiderseits der Medianebene angelegt. Im jugendlichen Stadium sind ihre Blattflächen mehr oder weniger deutlich paralell zu jener Ebene gestellt. Später führen sie aber bei einseitig verlaufendem Gefäßbündel eine Drehung ihrer Blattflächen um 90° aus, so daß sie dann in eine Ebene zu liegen kommen. Diesen beiden von oben her angeschmiegt befindet sich ein drittes von ungefähr gleicher Größe. Nach den vorhin erwähnten Kriterien zu urteilen stellt es ein Blättchen des dritten Blattpaares (3b) dar. Durch Zusammenschluß dieser drei Blättchen entsteht eine einheitliche, große, häufig löffelförmig gestaltete Fläche, deren Höhlung nach oben gekehrt ist. Sie steht anfangs aufrecht, später aber wird sie infolge der Streckung und Auswärtskrümmung des unteren Teiles der Kurzsproßachse (Kurzsproßstiel) wagrecht gestellt.

Histologisch betrachtet, erweisen sich die Blättchen einer sprungreifen Brutzwiebel als Speicherorgane. Ihre Zellen sind kürzer und breiter als die der Laubblätter. In der Jugend zeigen sie zahlreiche Chloroplasten, im Alter sind sie mit Stärkekörnern dicht gefüllt. Die Stärke ist in Form kleiner rundlicher Körner vorhanden. Die lockere Grundmasse von Speicherzellen wird nach außen hin von einer Epidermis abgeschlossen, die in ihren Einzelheiten nichts anderes zeigt als die der Laubblätter. Allerdings nimmt auch sie an der Stärkespeicherung teil. Die Zahl der Spaltöffnungen ist nicht wesentlich von der der Laubblätter verschieden. Die Gefäßbündel sind hier reduziert.

Ein wenig oberhalb der Abzweigung der Blattspur des unpaaren Blättchens 3b pflegt an in der Natur sprungreif gewordenen Brutzwiebeln die neue Wurzel am ursprünglichen Gefäßbündel angelegt zu sein, die sich von hier aus durch das Gewebe zum Brutzwiebelgrund hindurchdrängt. Dabei umgeht sie die genannte Blattspur. An Freilandpflanzen bleibt sie dann aber so lange in der Brutzwiebel eingeschlossen, als die Brutzwiebel an der Mutterpflanze stehen bleibt. Nur die Brutzwiebeln künstlich feucht gehaltener Stöcke, die nicht abgelöst werden, lassen noch am Stock stehend ihre Wurzeln hervorbrechen. Bei normalerweise abgeworfenen Brutzwiebeln kommt sie bei beliebiger Lagerung derselben bald rechts, bald links der Abbruchstelle zum Vorschein. Knapp unterhalb des Sproßvegetationspunktes pflegt dann in der sprungreifen Brutzwiebel häufig noch eine zweite Wurzelanlage vorhanden zu sein, die jedoch erst bei der Keimung das Wachstum wieder aufnimmt. Diese Wurzel pflegt dann frühzeitig dem

geotropischen Reiz folgend auf der der Unterlage zugekehrten Brutzwiebelseite durchzubrechen. Am Sproßvegetationspunkt selbst befindet sich bei noch nicht abgelösten Brutzwiebeln dem großen unpaaren Blättchen 3b opponiert ein Blatthöcker oder bereits ein kleines Blättchen, das bei Freilandpflanzen meistenteils zwischen den drei großen Blättchen nocheingeschlossen bleibt (Fig. 2 und 3). Es ist das zweite des dritten Blattpaares der Brutzwiebel (3a). Auch dieses speichert, wenn es hinlänglich ausgebildet ist, in seinem Mesophyll Stärke. Häufig sind noch die Blatthöcker der nächstfolgenden zwei Blättchen vorhanden. Diese beiden Anlagen liegen aber nicht mehr zueinander opponiert. Von hier an herrscht am auswachsenden Sproß wieder spiralige Beblätterung (Fig. 7).

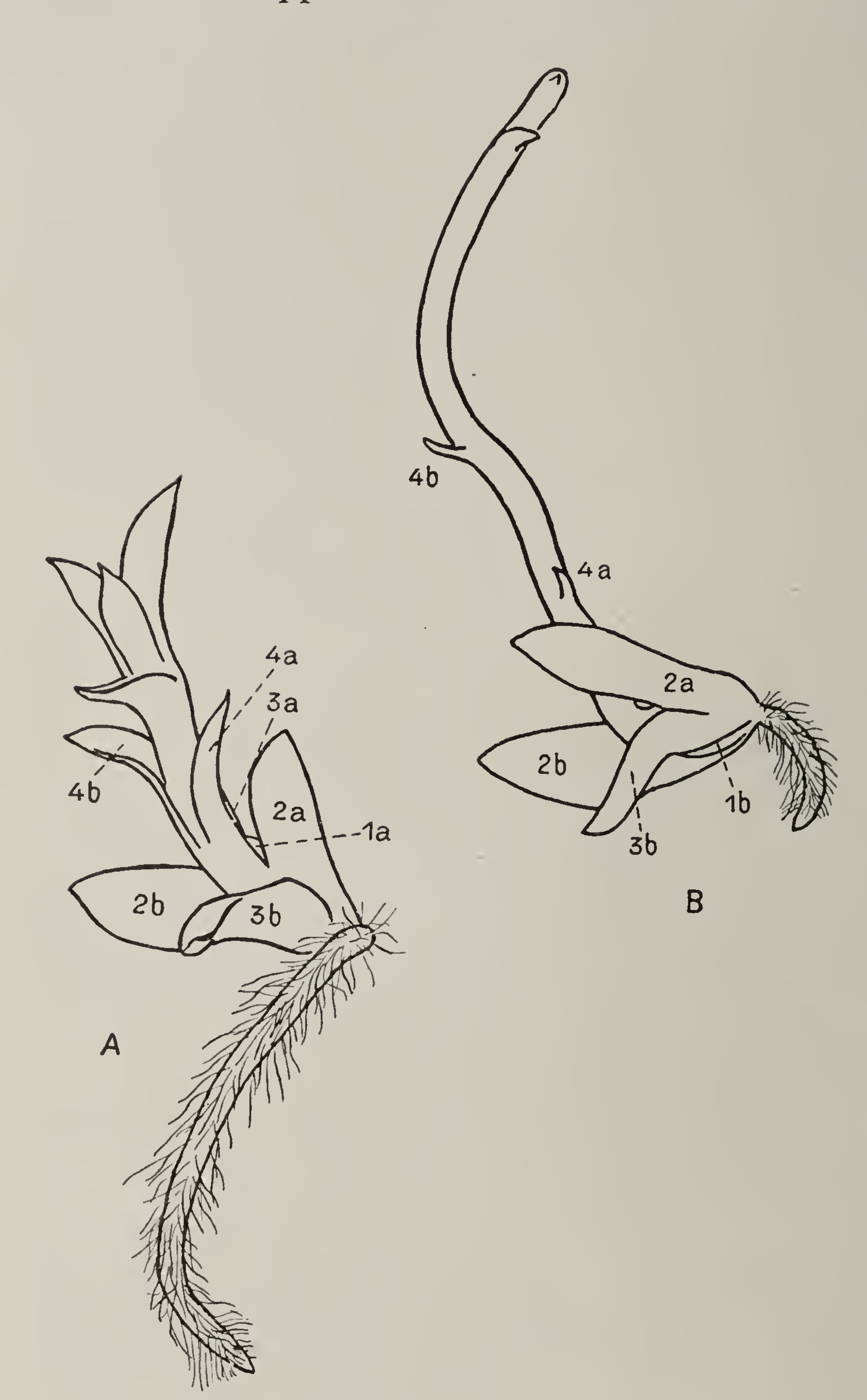


Fig. 7. Lycopodium Selago. Zwei aus Brutknospen auf feuchtem Filtrierpapier gezogene Pflänzchen, A im Licht, B im Dunkeln. Beide sind 49 Tage alt (7fache Vergrößerung). Maßstab bei Fig. 2.

Eine Zusammenfassung des bisher Angeführten ergibt folgendes: Bei Lycopodium Selago treten zonenweise angeordnet und von unten nach oben an Zahl zunehmend Kurzsprosse mit dekussierter Blattstellung auf. An ihnen lassen sich zwei morphologisch scharf getrennte Teile unterscheiden.

Der untere Teil bildet mit seinen drei Blättchenpaaren einen auf verhältnismäßig dickem und elastischem Stiel sitzenden Becher, in dem

der obere Teil, die Brutzwiebel, eingefügt ist. Von den als Assimilationsorgane ausgebildeten Blättchen sind fünf weich und schuppenartig und eines, das untere des zweiten Blattpaares, vermöge seiner eigenartigen Gestalt ziemlich starr. Dieser Teil der Kurzsproßachse bleibt auf der Mutterpflanze zeitlebens stehen.

Den oberen Teil der Kurzsproßachse, die ablösbare Brutzwiebel, bilden drei Blattpaare, die durch ihre Form und ihre Anordnung ein flaches, häufig löffelförmiges Gebilde entstehen lassen. Die Hauptmasse der Brutzwiebel bauen mit Stärke angefüllte Speicherzellen auf. Endogen sind in der Brutzwiebel Adventivwurzeln in der Ein- oder Mehrzahl angelegt, die nach dem Abwerfen der Brutzwiebeln erst die Epidermis durchbrechen. Zwischen den Blättchen ist der Sproßvegetationspunkt eingeschlossen, der nach einer gewissen Ruhepause erst an der abgeworfenen Brutzwiebel ins Wachstum übergeht.

Diese beiden Teile der Kurzsproßachse sind durch einen sehr dünnen Stiel verbunden. Hier erfolgt die Abtrennung der Brutzwiebel vom unteren Teil der Kurzsproßachse. Auffallend ist an ihm, daß selbst bei „überreifen" Brutzwiebeln kein Trennungsgewebe ausgebildet wird. Das Leitungsgewebe durchzieht ihn kontinuierlich. Die leichte Abtrennung ist durch seine eigenartige Gestalt bedingt. Auf drei Seiten ist er so kurz, daß die Brutzwiebel unmittelbar dem Becher aufliegt. Auf der vierten, der dem Schleuderblatt zugekehrten Seite ist er mehrere Zellängen lang. Diese Einrichtungen lassen die weiter unten ausgeführte Wirkungsweise erklärlich erscheinen. Alle diese für Lycopodium Selago gemachten Angaben bezüglich der Morphologie und Anatomie der Brutzwiebelanlagen treffen in allen Einzelheiten auch für Lycopodium lucidulum zu. Eine Detailbeschreibung erscheint überflüssig, da sie eigentlich eine Wiederholung des Vorhergehenden wäre. Es genüge die Anmerkung, daß ebenso wie die ganzen Pflanzen so auch die Brutzwiebelanlagen bei dieser Spezies bedeutend derber gebaut sind.

Der Ablösungsvorgang.

Nach Kenntnis dieser morphologischen und anatomischen Verhältnisse der Kurzsprosse und bei Beobachtung der Pflanzen an ihrem natürlichen Standort drängt sich die Frage auf: Wie erfolgt die Ablösung dieser Vermehrungsorgane? Ein einfaches Abfallen ist schon nach den obigen Ausführungen unwahrscheinlich. Am natürlichen Standort findet man außerdem beim Betrachten der näheren Umgebung einzeln stehender Stöcke, daß die Brutknospen im Umkreise bis zu 60 cm, ausnahmsweise bis zu 100 cm, oft sehr zahlreich verstreut herum-

liegen und daß sie zu verschieden großen Keimpflänzchen ausgewachsen sind. Sie müssen also fortgeschnellt worden sein. Und werden die Stöcke selbst am Standort näher betrachtet, so fällt an ihnen sofort auf, daß alle Kurzsprosse mit Ausnahme der obersten und manchmal der vorhergehenden — also der beiden jüngsten Zonen — ihre Brutzwiebeln verloren haben. Ferner kann man das Abspringen der Brutzwiebeln häufig beim derben Anfassen der Pflanzen und regelmäßig dann, wenn man die Brutzwiebelanlagen herabdrückt, unmittelbar beobachten. Diese Feststellungen deuten offenbar auf einen besonderen Ablösungsvorgang hin.

Es wurde zu entscheiden gesucht, ob es innere oder äußere Faktoren sind, welche die Ablösung und das Abspringen hervorrufen, und zwar dadurch, daß zunächst die experimentell auslösbaren Erscheinungen näher analysiert wurden, um dann zum Verständnis des natürlichen Vorganges zu gelangen.

Ein Druck auf die Brutknospe etwa im Punkte „B“ der Fig. 6 I (mit dem Finger oder einer Nadelspitze) bewirkt ein Herabbiegen des ganzen Kurzsprosses durch Krümmung des Kurzsproßstieles („KSt“, Fig. 6 I). Er ist beträchtlich elastisch. Bei dieser beginnenden Abwärtskrümmung des Kurzsprosses wird an der Lage der Brutzwiebel in ihrem Becher nichts geändert, was bei der Dünnheit des Brutzwiebelstieles zunächst überrascht. Ihrem Herausbiegen aus der ursprünglichen Lage setzt nämlich das kahnförmige und starre Schleuderblatt bei „D“ ein Hindernis entgegen.

In diesen Anfangssituationen stellt die Brutknospe — physikalisch betrachtet — einen zweiseitigen Hebel „BrSt“—„B“ mit dem Drehpunkt in „D“ dar, da die dick-fleischige Brutknospe praktisch einen starren Körper vorstellt und der Punkt „D“ im „System Blattschuppenbecher-Brutknospe“ unbeweglich ist. Die bei „B“ angreifende Außenkraft wird zunächst bestrebt sein, die Brutzwiebel um den Punkt „D“ aus ihrer Lage zu drehen. Dieser Drehung setzt die Zugfestigkeit des Brutknospenstieles einen Widerstand entgegen. Solange also die einwirkende Außenkraft — genauer ausgedrückt — das Drehmoment im Punkte „B“ kleiner bleibt als das Drehmoment im Punkte „BrSt“, und solange weiter die Außenkraft kleiner bleibt als der Widerstand des Schleuderblattes im Punkte „D“, solange wird sich an der Lage der Brutzwiebel in ihrem Becher nichts ändern. Die Außenkraft wird nur den ganzen Kurzsproß wie ein starres Ganzes vermittels Krümmung seines Stieles („KSt“) herabdrücken.

Was können wir beim Anwachsen der Außenkraft beobachten? Wird die Brutzwiebelanlage kräftiger aus ihrer Anfangsstellung herausgebogen, so läßt sich ohne weiteres beobachten, daß die Krümmung des Kurzsproßstieles beim gleichmäßigen Anwachsen der Außenkraft allmählich nicht mehr entsprechend zunimmt. Im Fortschreiten des Kraftzuwachses wird schließlich ein Punkt erreicht, wo der zu einer gewissen Größe angewachsenen Außenkraft nicht mehr der Kurzsproßstiel, sondern das Schleuderblatt und die Brutzwiebel nachgeben. Wächst von hier an die Außenkraft noch weiterhin an, so wird die Brutknospe schließlich abgeschleudert.

Setzen wir auch darüber unsere vorigen physikalischen Betrachtungen fort, so sei vorerst an die bekannte Tatsache erinnert, daß bei gleichmäßiger Zunahme der Kraft die jeweiligen Krümmungserfolge an einem elastischen Stab fortschreitend kleiner werden. Ebenso verhält es sich mit dem Kurzsproßstiel. Nun greift aber die Außenkraft im Punkte „B“ an der Brutknospe an und diese ist wiederum bis jetzt durch die Starrheit des Schleuderblattes unverrückt in ihrem Becher gehalten worden. Die anwachsende Außenkraft wird also einmal eine Größe erreichen, von der an ihre weitere Zunahme nur mehr eine unbedeutende Krümmung des Kurzsproßstieles mit sich bringen wird, wohl aber eine intensivere Krümmung des Schleuderblattes, da dieses bisher an der Krümmung noch nicht teilgenommen hat. Mit der Krümmung des Schleuderblattes wird auch die Brutknospe aus ihrer Anfangslage herausgebogen. Die schon oben hervorgehobene eigentümliche Ausbildung des Brutzwiebelstieles auf der Oberseite macht es unschwer verständlich, daß er schon bei einer geringfügigen Herausbiegung der Brutzwiebel von oben her ein- und durchreißt. In dieser plötzlich neugewonnenen Situation stellt aber die Brutknospe einen starren Körper vor, an dem ein entgegengesetzt gerichtetes Kräftepaar angreift. Die eine Kraft dieses Paares ist die Außenkraft, die andere jene Kraft, welche sich durch die Krümmung des Kurzsproßstieles und des Schleuderblattes in beiden angesammelt hat und nun im Moment der Loslösung der Brutknospe ausgelöst wird und durch das Schleuderblatt im Punkte „D“ auf die Brutzwiebel einwirkt. Je nach der Größe der Drehmomente wird die Lage der freien Achse bald dem einen, bald dem anderen Ende der Brutzwiebel näherliegen. Meistens aber liegt sie sehr nahe dem Punkte „B“, was aus der Form der größtenteils flachen Bögen und der großen Sprungweiten, in denen die Brutzwiebeln geschleudert werden, zu schließen ist. Zu diesen Betrachtungen sei noch hinzugefügt, daß die Größe der Starrheit des Schleuderblattes, des

Krümmungswiderstandes des Kurzsproßstieles und der Zugfestigkeit des Brutzwiebelstieles von Kurzsproß zu Kurzsproß variiert und daß demzufolge die Außenkraft verschieden groß zu wählen sein wird, um ein Abspringen zu erzielen. Natürlich wird auch der Grad der Abwärtskrümmung des Kurzsprosses schwanken, bei dem die Abschleuderung erfolgen wird.

Das Abspringen der Brutzwiebeln wird nicht oder nicht wesentlich beeinflußt, wenn sämtliche Knospenschuppen bis auf das Schleuderblatt entfernt werden, was sich durch vorsichtige Präparation ohne Schwierigkeiten erreichen läßt. Daraus ist zu schließen, daß diese Blättchen nicht zum Schleudermechanismus zu zählen sind. Entfernt man dagegen das Schleuderblatt allein, so löst sich die Brutzwiebel, ohne abgeschleudert zu werden, ab. Es tritt weder eine Krümmung des Kurzsproßstieles noch sonst irgendeine Spannung ein. Der aus dünnwandigen Zellen aufgebaute Brutzwiebelstiel reißt eben gleich beim Beginn des Herausbiegens der Brutknospe von oben her ein und die Brutknospe fällt nach seinem Durchreißen ab. Das gleiche läßt sich feststellen, wenn die Brutzwiebel seitlich aus ihrer Lage herausgedrückt wird. Wird jedoch auf die Brutzwiebel ein Druck nach aufwärts ausgeübt, so erfolgt erst bei intensivem Aufwärtskrümmen der ganzen Anlage ein schwaches Abspringen der Brutknospe. Auf Grund der morphologischen und anatomischen Verhältnisse des ganzen Kurzsprosses ist dies ja ohne weiteres zu erwarten. Die auf den Knospenschuppen aufliegenden Stellen der Brutzwiebel wirken jetzt nämlich als Widerlager. Erreicht und übersteigt der Krümmungswiderstand des Kurzsproßstieles die Zugfestigkeit des Brutzwiebelstieles, so kommt es zum Durchreißen von der anderen Seite her. Da aber auf der Oberseite des Schuppenbechers ein starres Blättchen fehlt, das die im aufwärtsgekrümmten Kurzsproßstiel angesammelte Energie der Brutknospe mitteilte, so kommt es nun zu einem verhältnismäßig kraftlosen Abspringen. Damit sind die Verhältnisse, soweit es sich um das experimentell hervorgerufene Abspringen der Brutzwiebeln handelt, verständlich gemacht.

Nun fragt es sich aber, ob denn auch am Standort in der Natur die Abschleuderung durch eine solche von außen und oben her wirkende Kraft ausgelöst wird, oder ob nicht vielmehr die Ablösung von selbst, durch Spannungen im Schuppenbecher, erfolgt. Denn es herrschen, wie ich ergänzend bemerken muß, auch in der frei und unbeeinflußt stehenden Kurzsproßanlage Spannungen. Abgesehen von der Beobachtung, daß die Brutzwiebeln unverrückbar in ihren Bechern sitzen, was mit

bloßer Hilfe des dünnen Stieles nicht der Fall sein könnte, beobachtet man an median durch den ganzen Kurzsproß geführten Handschnitten stets eine Überkrümmung des Schleuderblattschnittes an dem Brutzwiebelschnitt vorbei, so daß immer ein Teil des einen durch den zweiten verdeckt ist. Die Frage ist also dahin zu präzisieren: Ist der Druck des Schleuderblattes ausreichend, um die Brutzwiebel selbsttätig abzutrennen und abzuschleudern? Der Erfolg eines aufwärtswirkenden Druckes, den wir vorhin kennen gelernt haben, spricht allerdings nicht sehr für die Richtigkeit dieser Annahme. Es wurden aber trotzdem 6 Stöcke mit völlig ausgebildeten Brutzwiebeln unter eine Glocke in feuchten Raum gebracht und daselbst über 4 Monate belassen. Denn es konnten noch andere, bisher nicht erkannte Spannungen im Spiele sein. Bei dieser Versuchsanordnung war also die zum Abspringen als notwendig erachtete, abwärtswirkende Außenkraft ausgeschaltet. Auch das Reiben und Schlagen der Sproßstücke aneinander war damit vermieden. Das Ergebnis des Versuches am Ende des vierten Monates war, daß keine der 86 „überreifen" Brutzwiebeln abgesprungen oder abgelöst war. Das wesentlichste der Frage ist also damit beantwortet: Die Brutzwiebeln vermögen beim Erreichen des Reifestadiums nicht automatisch abzuspringen oder sich abzulösen. Es bedarf dazu einer von oben nach abwärts wirkenden Außenkraft.

Auch über deren Natur suchte ich einiges zu erfahren. Stehen die Brutzwiebel-tragenden Stöcke im Wald, in Gebüschen oder im hohen Gras, so ist es ohne weiteres verständlich, daß hier das abfallende Laub, die Zweige oder der Wind die Ursache des Abspringens sind. Das wurde am Standort mehrmals beobachtet. Wo aber Laub, Zweige und die mechanische Wirkung des Windes als Auslöseursachen nicht herangezogen werden konnten, da schien die Wucht der fallenden Regentropfen und des Hagels eine Rolle spielen zu können. Es fällt immer wieder auf, daß am Standort alle Brutknospen, die ein gewisses Alter erreicht haben, vom Stock abgelöst sind. Die jüngste Zone nur, eventuell einige der vorhergehenden, werden in der Natur angetroffen. Wohl nur eine überall mögliche Ursache, z. B. Niederschläge, ist dafür verantwortlich zu machen. Die Versuche allerdings, die diese Annahme bestätigen sollten, ergaben nicht das erwartete Resultat. Die starken Regengüssen mehrfach ausgesetzten Stöcke haben keine Brutzwiebel verloren.

Die Regentropfen besitzen freilich bei ihrer wechselnden Größe eine verschiedene Wucht, was ebenso zu berücksichtigen ist wie der Umstand, daß eingetopfte und im Botanischen Garten im Freiland eingepflanzte Stöcke zum Versuch verwendet wurden. Es könnten also

ungünstige Versuchsbedingungen den negativen Erfolg mit sich gebracht haben. Die wagrecht abstehenden Brutzwiebeln mit ihren nach aufwärts gekehrten löffelförmigen Flächen bieten allzusehr geeignete Angriffsflächen für fallende Regentropfen und Hagel, als daß diese unter allen Umständen völlig wirkungslos über die Pflanzen niedergehen sollten. Vielleicht tritt die Wirkung der Regentropfen vorwiegend in Verbindung mit der mechanischen Wirkung des Windes bei den Stürmen im Gebirge zutage.

Der Keimungsvorgang.

Wurden abgeschleuderte Brutzwiebeln am Licht im feuchten Raum (Sommer) auf Filtrierpapier ausgelegt, so keimten sie sehr bald, ganz gleich, in welcher Lage sie sich befanden. Dabei bricht (im Juni, Juli nach 4—7 Tagen, im September oder noch später erst nach 3—4 Wochen) die junge Wurzel am Brutzwiebelgrund hervor und gleichzeitig neigen sich die drei großen Blättchen, veranlaßt durch das Wachstum am Sproßvegetationspunkt, auseinander. Durch das Herauswachsen des Sprosses rückt auch das an der sprungreifen Brutzwiebel schon häufig wahrnehmbare kleine Blättchen (3 a) des dritten Blattpaares am Sproß höher. Also schon hier setzt — genau betrachtet — der Uebergang von der dekussierten zur spiraligen Blattstellung ein. Während dieses Blättchen beim Wachstum noch klein bleibt, erreichen die beiden nächstjüngeren bereits nahezu normale Laubblattgröße. Stirbt bei der Keimung auf Filtrierpapier die erste ausgebildete Wurzel ab, was übrigens sehr häufig der Fall ist, so kommen die höher in der Brutzwiebel oder noch andere unterdessen angelegte Wurzeln zum Durchbruch. Es konnten an Brutknospen bis zu sechs Wurzeln am Filtrierpapier ausgebildet werden. Auch noch viel höher werden am auswachsenden Sproß Wurzeln in der Einzahl ausgetrieben.

Werden frisch gebrochene Brutknospen unter sonst gleichen Umständen im Dunkeln zum Keimen ausgelegt, so unterscheiden sich die so gewonnenen Keimlinge recht beträchtlich von den Kontrollexemplaren. Sie sind typisch vergeilt. Die Sproßachse ist dünn und vollkommen farblos, ihre Internodien stark verlängert (Fig. 7). Die Blättchen bleiben klein und gelb. Auszunehmen sind manchmal die untersten drei Blättchen am jungen Sproß wegen ihrer schwachen Grünfärbung. Sie waren schon an der sprungreifen Brutzwiebel als Blatthöcker oder kleine Blättchen vorhanden. Nebenher sei noch erwähnt, daß die 49 Tage alten Dunkelkulturen gegenüber den Lichtkulturen auffallend kurze Wurzeln zeigten. Eine Wiederholung der Versuche konnte infolge der vorgerückten Jahreszeit nicht mehr vorgenommen werden. Es bleibt zweifel-

haft, ob dies eine zufällige Erscheinung ist oder ob sie durch die Lichtverschiedenheit bedingt wird.

Die Differenzen zwischen Licht- und Dunkelkulturen sind zu groß, die Vergeilung der im Dunkeln gezogenen Keimpflänzchen zu typisch, um noch daran zu zweifeln, daß hier Ergrünungsfähigkeit bei Lichtabschluß fehlt. Liro (1911) — zitiert nach dem Referat in Justs Jahresbericht 1912, S. 827 — führt gerade die Brutzwiebeln von Lycopodium Selago (neben Pteris aquilina) als ein Beispiel an, bei dem eine Abwanderung des Chlorophylls aus den Brutknospenblättchen vor sich gehe. Auf Grund meiner morphologisch-anatomischen Erfahrungen an diesem Objekte sehe ich mich dazu veranlaßt, mit Nachdruck darauf hinzuweisen, daß die Brutzwiebeln von Lycopodium Selago keine geeigneten Objekte für die Abwanderungsmöglichkeit des Chlorophylls darstellen.

Sind nämlich die Brutzwiebeln im Dunkeln zum Keimen gebracht worden, so sind die drei untersten Blättchen (3a, 4a und 4b, Fig. 7B) an den Spitzen grün gefärbt und nur die höheren ganz gelb. Man kann sehr leicht zur Annahme verleitet werden, in dieser Erscheinung den Ausdruck der Wanderungsfähigkeit des Chlorophylls zu sehen. Aus meinen Keimungsversuchen geht aber deutlich hervor, daß die Ergrünung der drei untersten Blättchen im Dunkeln nur dann zu beobachten ist, wenn ältere Brutknospen, also solche, die sehr lange auf der Mutterpflanze gestanden haben, zum Versuch genommen werden. Da bei der anatomischen Untersuchung solcher Brutknospen immer schon die Blatthöcker oder gar noch weiter vorgeschrittene Entwicklungsstadien der in Rede stehenden Blättchen angetroffen werden, was bei äußerlicher Betrachtung nicht festgestellt werden kann, so ist der Schluß berechtigt, daß bei im Dunkeln herangezogenen Keimpflänzchen die Ergrünung noch aus der Zeit des Verweilens auf der Mutterpflanze herrührt. Das um so mehr, als ein exakter Beweis für die Abwanderungsmöglichkeit des Chlorophylls in irgendeiner Pflanze bisher nicht erbracht ist.

Auch am natürlichen Standort habe ich einige Keimlinge angetroffen, die aus in dunkle Spalten geratenen Brutzwiebeln entstanden waren. Der im Dunkeln befindliche Teil des Sprosses zeigte die gleiche typische Vergeilung, während der ans Licht vorgedrungene Sproßteil normales Aussehen aufwies.

Schon vorhin habe ich angemerkt, daß Brutzwiebeln feucht gehaltener Stöcke noch auf der Mutterpflanze auskeimen. Dabei ist häufig ein Wachstum nur am Sproßvegetationspunkt zu beobachten. Es wurden Keimlinge erhalten, die die Größe des in Fig. 7 A abgebildeten erreichten, ohne aber die Wurzeln durchbrechen zu lassen. Das war

jedoch nicht ausnahmslos der Fall. Auch 1—3 Wurzeln kamen zuweilen bereits auf der Mutterpflanze zum Vorschein. Bei dieser Gelegenheit konnte auch beobachtet werden, daß das Austreiben der Wurzeln ein Ablösen und Abfallen der Brutknospen nicht bewirken kann. Anfangs war auch diese Möglichkeit in Erwägung gezogen worden.

Interessant schien ferner die Frage zu sein, bis zu welchem Grad die Knöllchen das Austrocknen vertragen. Eine größere Zahl solcher, die 17 Tage hindurch lufttrocken (Juni-Juli) aufbewahrt waren, wurden noch 6 Tage frei intensiver Besonnung ausgesetzt und nachher zur Keimung auf Filtrierpapier ausgelegt. Alle 20 ausgelegten Knöllchen keimten aus, wenn auch erst nach doppelt bis fünffach so langem Zeitraum als frisch gebrochene. Die Wiederaufnahme des Wachstums ging auch nicht gleichzeitig vor sich. Vier Knöllchen waren erst nach 28 Tagen ebenso weit, wie frisch ausgelegte nach 7 Tagen. Weitere 10 der lufttrockenen Knöllchen wurden im Exsikator (Chlorkalzium) 5 und 14 Tage aufbewahrt. In keinem der beiden Fälle wurde aber Keimung erzielt. Sie quollen wie die übrigen auf und zeigten auch sonst keine Unterschiede. Später jedoch traten allerlei Pilzkolonien auf ihnen auf und sie gingen schließlich in Verwesung über. Daraus geht hervor, daß die Brutzwiebeln eine mäßige Trockenheit eine beschränkte Zeit hindurch vertragen können, daß sie aber, wenn diese zu weit getrieben wird, ihre Keimfähigkeit einbüßen. Sie bleiben relativ lange lebensfähig, wenn sie in feuchter Atmosphäre, wie sie in Glashäusern herrscht (Warmhaus), über den Winter aufbewahrt werden. Die anfangs Oktober 1922 am Licht und im Dunkeln ausgelegten Brutzwiebeln sind jetzt noch — nach 6 Monaten — frisch. Ein Wachstum ist fast überhaupt nicht erfolgt, es liegt anscheinend eine Winterruheperiode vor, da seit Oktober trotz der Warmhaustemperatur kein wahrnehmbarer Zuwachs erfolgt ist.

Schluß.

Die im vorhergehenden beschriebenen Brutzwiebeln von Lycopodium Selago, L. lucidulum und wohl auch der übrigen Lycopodiumarten, die solche tragen (L. serratum, L. miniatum, L. reflexum) sind in ihrer Wirkungsweise als Vermehrungsorgane als der zweite, interessantere Modus der vegetativen Verbreitung innerhalb der Gruppe Lycopodium jenem gegenüberzustellen, bei dem diese, wie bei Lycopodium clavatum, durch lange, kriechende und verzweigte zugleich wurzelnde Sprosse erzielt wird.

Berücksichtigt man dann noch die Ergebnisse der Bruchmannschen Untersuchungen (1910), die sich mit der Ruheperiode und Keimung der Sporen, der Entwicklung der Prothallien und der Keimpflänzchen be-

schäftigt haben, so wird man bei der Besiedlung eines Standortes der vegetativen Vermehrungsweise eine größere Rolle zuschreiben müssen als der durch Sporen, da sich die Entwicklung zu einem selbständigen Individuum in einem relativ so kurzen Zeitraum abspielt, wogegen die Entwicklung über die Eizelle ungleich längere Zeit in Anspruch nimmt. Denn die Ruheperiode der Sporen von 3—5 Jahren, das Stocken der Prothalliumentwicklung beim Fünfzellenstadium, wenn der die Weiterentwicklung anregende, endophytische Pilz nicht vorhanden ist, das Heranwachsen des Prothalliums bis zur Reife der Geschlechtszellen, die Befruchtung, das Heranwachsen des Embryos — alle diese Komplikationen und langdauernden Prozesse geben vielmehr Gelegenheit, daß ungünstige Verhältnisse die Zahl der überlebenden Individuen herabsetzen. Ob die mit der geschlechtlichen Fortpflanzung einhergehende Vermehrung aus noch anderen, jetzt noch nicht bekannten Gründen weniger erfolgreich ist als die bloß vegetative Vermehrung durch Brutzwiebeln, ist bisher wohl nicht zu entscheiden. Es fiel bei den großen Lycopodiumbeständen auf, daß unter der großen Anzahl der näher untersuchten Keimpflänzchen alle — selbst noch 5 cm hohe, schon mehrfach gegabelte Pflanzen — mit den noch an ihnen verbliebenen Brutzwiebelblättchen ihren vegetativen Ursprung verrieten. Pflänzchen, die ihre Entwicklung über die haploide Phase genommen haben könnten, sind nicht gefunden worden.

Pflanzenphysiologisches Institut
d. Deutschen Univ. Prag II. Viničuá 3a.

Literaturverzeichnis.

1. G. Arcangeli, Sul Lycopodium Selago. Livorno 1874. (War mir nicht zugänglich.)
2. G. W. Bischoff, Die kryptogamischen Gewächse. Nürnberg 1828.
3. K. Bittner, Über Chlorophyllbildung im Finstern bei Kryptogamen, Österr. bot. Zeitschrift 1905. Bd. LX.
4. H. Bruchmann, Die Keimung der Sporen und die Entwicklung der Prothallien von Lycopodium clavatum, annotinum und Selago, Flora 1910, n. F. I.
5. C. Cramer, Über Lycopodium Selago, Pflanz. phys. Unters. H. 3. Zürich 1855. (War mir nicht zugänglich.)
6. K. Goebel, Organographie der Pflanzen, 2. Aufl. Jena 1915—1918.
7. J. Hedwig, Theoria generationis usw. Leipzig 1798.
8. F. Hegelmaier, Zur Morphologie der Gattung Lycopodium, Botan. Zeitung 1872. Bd. XXX.
9. Jeffrey, The structure and development of the stem in Pteridoph. a. Gymnosp., Phil. Trans. R. Soc., London, Serie B, Vol. 195, 1902.
10. J. J. Liro, Beiträge zur Kenntnis der Chlorophyllbildung bei den Gymnospermen und Pteridophyten, Ann. Acad. Scient. Fenn., Helsingfor 1911. (War mir im Original nicht zugänglich, zitiert nach Justs Bot. Jahresber. 1912, II, S. 827.)
11. E. Pritzel, in Engler-Prantl, Die natürl. Pflanzenfamilien I, 4. Leipzig 1904.

Experimente an Sporophyten von Funaria hygrometrica.

Von **Helene Herzfelder.**

Mit 5 Abbildungen im Text.

II.

Inhaltsübersicht.

Die vorliegenden Untersuchungen schließen eng an Experimente aus dem Jahre 1920, die 1921 veröffentlicht wurden[1]), an. Daher möchte ich jene einleitend streifen und glaube dies am kürzesten und anschaulichsten an Hand von Fig. 1 tun zu können. 1a stellt im Gegensatz zu den normalen Pflanzen von 1b einen durch frühzeitiges Entfernen der Haube veränderten Funariasporophyten dar. Es ist ohne weiteres ersichtlich, worin die Veränderung besteht: Die experimentell gewonnene Pflanze hat eine verdickte Seta und eine aufrechte und radiäre Kapsel. Auf den ersten Blick scheint sie einer ganz anderen Art anzugehören.

Die Fragen nach den „inneren" Gründen für diese auf künstlichem Wege erzielbare Abweichung von der Norm, Fragen, die zum Teil in jener I. Mitteilung aufgeworfen wurden, mögen hier zunächst diskutiert werden, soweit diesbezügliche Experimente vorliegen.

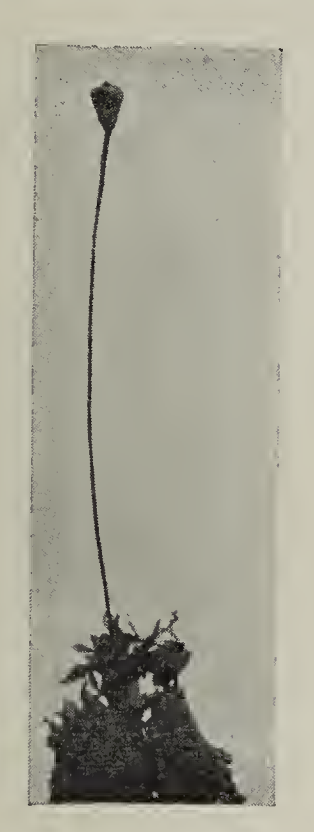
Es war da zu entscheiden, ob der mechanische und ein möglicherweise davon ausgehender chemischer Reiz beim Hochstreifen resp. Losreißen der Haube für den Erfolg des Experiments verantwortlich zu

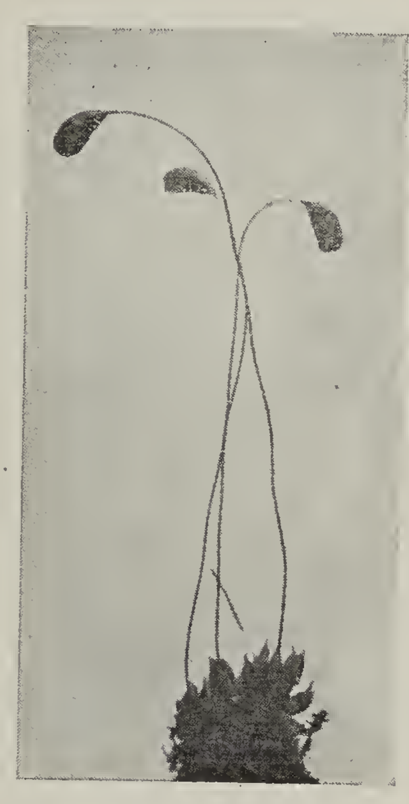
1) Flora, Bd. 114, Heft 3/4, S. 385.

machen war, ·ler ob, wie l. c. (S. 389) auch angenommen wurde, die Haube als so e einen Einfluß auf die Gestaltung ausübe.

Es hanc·te sich zunächst also darum, den mechanischen Reiz des Experimen..s von dem Moment des Nichtvorhandenseins der Haube zu trennen.

Das ergab praktisch große Schwierigkeiten. Es hatte sich schon in den bereits veröffentlichten Experimenten erwiesen, daß ein Schlitzen des bauchigen Haubenteils, was leicht ohne Berühren und Verletzen der Setaspitzen möglich ist, keinerlei Veränderung an den Pflanzen hervorruft. So zeigten sich mir zwei Möglichkeiten, um jene Forderung zu erfüllen. Die eine bestand darin, die Haube, und zwar den engen Halsteil, bis zur allerobersten Spitze von untenher zu entfernen, ohne auf die Setenspitze einen mechanischen Reiz auszuüben. Da sich dieser Weg aber praktisch nicht einwandfrei lösen ließ, sei zuerst der andere erörtert. Dieser war auf folgende Überlegung gegründet:





a b

Fig. 1. a) Anormaler Funariasporophyt durch Entfernen der Haube erzeugt.
b) Normaler Funariasporophyt.

War das Vorhandensein der Haube für den Erfolg gleichgültig, so mußte das gleiche Resultat wie beim Enthauben auch dann erreicht werden, wenn die Hauben abgezogen und unmittelbar danach wieder auf die Seten geschoben wurden.

Dies wurde nun in reichlichem Maße versucht und ergab sehr verschiedene Resultate, was anfänglich auf den Reifezustand der Pflanzen bezogen wurde. Bei späteren eingehenderen Versuchen aber zeigte es sich, daß die Resultate viel mehr in der Hand des Experimentators lagen. Wurde nämlich die Haube vollkommen oder nahezu vollständig zurückgeschoben, so daß zwischen Seta- und Haubenspitze kein oder nur ein kleiner Zwischenraum blieb, so zeigten die behandelten Pflanzen keinerlei Schwellungsreaktion. Kam hingegen die Setaspitze in den Haubenbauch oder höchstens 1 mm (ca.) darüber zu liegen, so erfolgte eine Schwellung, die zunächst vollkommen der bei Entfernen der Haube entstehenden glich.

Bei einem Teil der Pflanzen fand auch die weitere Entwicklung entsprechend statt, d. h. die Schwellung reichte bis an die Kapsel, diese wuchs aufrecht und mehr oder minder radiär (s. Fig. 2a). Es war dies der Fall bei den Pflanzen, deren Kapseldifferenzierung etwa 3 Wochen nach Versuchsbeginn sichtbar wurde. — Weitaus die Mehrzahl der Sporogone aber — es wurden ja meist nur jüngere Pflanzen verwandt — zeigten nach einigen Tagen eine spindelförmige Gestalt, wie sie Fig. 2b wiedergibt und entwickelten sich schließlich zu Pflanzen vom Typ der Fig. 2c. Ich habe eine sehr große Zahl solcher Pflanzen sich entwickeln und reifen sehen, so daß ich das Abklingen jener Schwellung, wie es auf der Zeichnung zu sehen ist, unbedingt als Regel ansprechen muß.

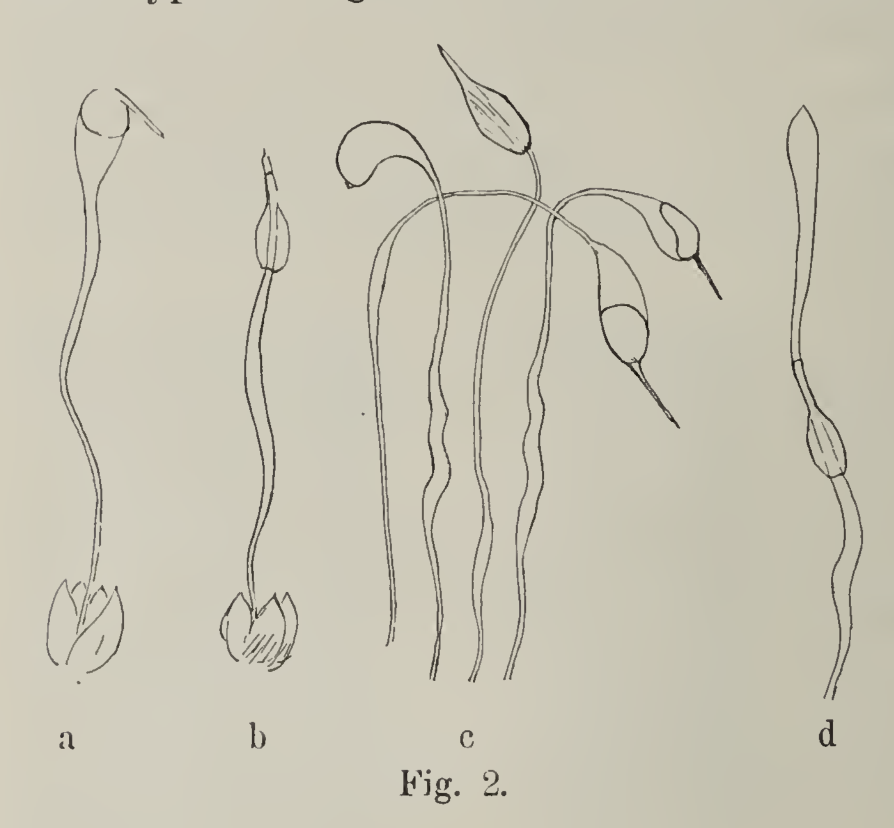


Fig. 2.

Es zeigte sich ferner, daß das Hochschieben der Hauben bis in die entsprechenden Endlagen vollkommen die gleichen Resultate lieferte. Das beim Abziehen der Hauben und Wiederbedecken unvermeidliche wiederholte Berühren der Sporogonspitze übt also keinen besonderen Reiz dabei aus[1]).

Es wirkt also in den oben beschriebenen Experimenten — Abziehen resp. Hochziehen und völliges Zurückschieben der Hauben — der enge Haubenhals gleichsam als Zwangsjacke über der Meristemzone unterhalb der Sporogonspitze und verhindert die Setenschwellung.

Bei den durch Fig. 2c repräsentierten Pflanzen, bei denen das Stielmeristem nur einige Zeit hindurch Ausdehnungsmöglichkeit besaß, erstreckt sich die Schwellung auch nur auf einen Teil der Seta, um allmählich völlig zu verklingen.

Wenn man sich nun vergegenwärtigt, daß die Erscheinung des Abklingens bei den völlig von der Haube befreiten Pflanzen niemals auftritt, gleichviel in welchem Entwicklungsstadium das Experiment aus-

1) Ich möchte hier kurz einfügen, daß Versuche, die normal behaubte Setenspitze einschließlich der Meristemzone durch Reiben u. dgl. mechanisch oder durch Äthereinwirkung chemisch zu reizen, erfolglos geblieben waren.

geführt wird, kann man zur Klärung dieser Erscheinung wohl nicht Ausklingen einer Reizwirkung, sondern nur Neueintritt einer Hemmung annehmen.

Sehr überzeugend ist hierfür z. B. ein Fall wie der in Fig. 2d abgebildete. Es handelt sich um eine Pflanze, bei der die Haube 2—3 mm hochgeschoben und dann der obersten Spitze beraubt worden war. Es ist zu sehen, daß die Schwellung unterhalb wie oberhalb der Haubenröhre eingetreten und nur durch dieselbe ein kurzes Stück weit eingedämmt ist.

Die oben aufgeworfene Frage nach dem Einfluß der Haube auf die Gestaltung ist also durch diese Versuche dahin beantwortet, daß die Haube allerdings die Verdickung der Seta unmöglich macht. Daraus ergibt sich aber nun sofort eine zum Verständnis der „Anormalität" sehr wesentliche Frage: Ist überhaupt ein besonderer Reiz erforderlich, um die Setenschwellung hervorzurufen, oder genügt es, die Zwangsjackenwirkung der Haube aufzuheben, ist mit anderen Worten das normale jugendliche Funariasporogon in seiner Ausbildung durch die Haube behindert?

Entfernen des Haubenhalsteils ohne Reizung der Spitze würde ja leicht die Antwort darauf geben, wenn nicht, wie oben bereits angedeutet wurde, technische Schwierigkeiten der Ausführung im Wege stünden. An Pflanzen, die vor Versuchsbeginn in trockenem oder mäßig feuchtem Raume gestanden haben, läßt sich der Haubenhals nur bei einem sehr niederen Prozentsatz ohne eingreifende Verletzung des sehr empfindlichen Setameristems entfernen, während an Pflanzen aus einem feuchtigkeitsgesättigten Raume Haubenspitze und Setenspitze sich allzuleicht gegeneinander verschieben und schon dadurch ein Reiz eintreten kann.

Immerhin gelang es schließlich, eine Anzahl Pflanzen unverletzt ihrer Hauben bis auf ein Stück von 1—1,5 mm Länge (von der Spitze aus gemessen) zu entkleiden und mit Pflanzen, deren Hauben leicht hochgeschoben und 1—1,5 mm unter der Setenspitze abgeschnitten worden waren, zu vergleichen. Der Versuch ergab bei letzteren keinen höheren Prozentsatz der Setenschwellung als bei ersteren und auch andere Versuche scheinen darauf hinzuweisen, daß zur Schwellung kein Reiz von der Spitze auszugehen braucht. Die Tatsache aber, daß ein völliges Entfernen der Haubenenge ohne Beeinflussung der Spitze technisch nicht möglich war, eine auf 1 mm Länge gekürzte Haube aber von der wachsenden Setaspitze in feuchter Luft allzuleicht abgeworfen wird, so daß also auch die Scheitelzelle anderen Außenfaktoren

als im bedeckten Zustande ausgesetzt ist, läßt keine sichere Entscheidung der Frage zu. Vielleicht gelingt es später noch auf anatomischem Wege, darüber Aufklärung zu erlangen.

Ich stelle mich mit der oben geäußerten Ansicht, daß das Experiment die Aufhebung einer Hemmung bewirkt, in Gegensatz zu der in Mitteilung I, S. 387/88 geäußerten. Damals nahm ich auch in Unkenntnis der später erzielten Pflanzen, wie Fig. 2c sie typisiert, an, daß das gleiche Moment, das die Setenschwellung verursacht, auch die Kapselabänderung zur Folge habe, sofern der „Reiz" — oder die Aufhebung der Hemmungswirkung — nur zeitig genug in der Entwicklung erfolge.

Nachdem nun durch neuere Experimente erkannt wurde, daß jene Schwellung zum Stillstand kommen kann, ehe die Kapsel sich differenziert, und dann ohne ihre Bildung zu beeinflussen, ist es sicher, daß die Ursache der radiären Ausbildung der Kapseln mit dem Schwellungsanlaß nicht identisch ist.

Durch Studium der Gründe für das Hängen und die dorsiventrale Ausbildung der typischen Funariasporogone hoffte ich auf die abweichenden Ursachen für das Auftreten der radiären Form zu kommen. — Eine „Lastkrümmung" liegt beim Hängen der Funariakapseln natürlich nicht vor, wie man sich ja unmittelbar überzeugen kann; dreht man die Pflanzen um 180°, so bleiben die Kapseln in ihrer Lage zur Seta fixiert. Es bleiben also zwei Möglichkeiten, um die Krümmung des ursprünglich radiären Sporogons zu erklären, geotropische- und Lichteinwirkung.

Ich brachte daher einen Topf mit jungen aufrechten Funariasporophyten, an denen noch keine Kapselschwellung zu sehen war, in langsame Umdrehung [1 Umdrehung in ca. 20 Minuten] um die horizontale Klinostatenachse. Bei Abbruch des Versuchs waren die vollständig entwickelten Kapseln durchweg dorsiventral, aber nahezu aufrecht. Die Seten vor allem zeigten nirgends Krümmungen, auch nicht bei der am stärksten gekrümmten Pflanze, deren Kapsel mit der Seta einen Winkel von etwa 100° einschloß. Die leichte Krümmung der Kapseln war eine verschieden gerichtete, so daß Verstöße gegen die Korrektheit des Versuchs — der Klinostat war im Laufe des fünfwöchentlichen Versuchs mehrmals eine kurze Zeit stehen geblieben — das Resultat, daß die natürliche Krümmung der Funariasporogone eine positiv geotropische ist, wohl nicht in Frage stellen. Auf Wiederholung des etwas umständlichen Versuchs wurde verzichtet, um so mehr als mir im Laufe der weiteren Untersuchungen die Arbeit von

True[1]) bekannt wurde, der auf anderem Wege für Mnium und Funaria positiven Geotropismus der Kapseln festgestellt hatte.

Gleichzeitig mit Beginn des Klinostatenversuchs war ein Topf mit jungen Funariaseten in horizontale Lage gebracht worden, um hieran allgemein die geotropische Reizbarkeit der Seten zu untersuchen. Nach 4 Tagen etwa machte sich bei all den Pflanzen, die zu Versuchsbeginn $<$ 3 cm gewesen waren, eine Aufwärtskrümmung in die Vertikale unter stumpfem Winkel bemerkbar, der nach weiteren 7—10 Tagen eine Abwärtskrümmung folgte. So wiesen die meisten Pflanzen nach Verlauf von 14 Tagen eine S-förmige Krümmung auf. Es ist zu bemerken, daß diese zweite Krümmung auftrat, lange bevor eine Kapselanschwellung zu sehen war.

Eine Pflanze hingegen, die zu Versuchsbeginn mehrere Zentimeter lang gewesen war und 14 Tage danach Kapselanschwellung zeigte, hatte sich nicht negativ geotropisch aufgekrümmt; wohl aber führte die schwellende Kapsel eine positive geotropische Bewegung aus.

Es lag nunmehr auf der Hand, zu fragen: Wie verhalten sich enthaubte Seten, wenn man sie in horizontale Lage versetzt? Es war zu erwarten, daß die experimentelle Beantwortung dieser Frage das anormale Verhalten der enthaubten Pflanzen bezüglich des Ausbleibens der Kapselkrümmung beleuchten werde. In der Tat ergaben sich einige interessante Tatsachen:

Bei einem ersten Versuch wurden zahlreiche Funarien eines Topfes, die eine Länge bis zu 4 cm etwa aufwiesen, aber noch keine Kapselanschwellung und keinerlei Krümmung zeigten, enthaubt, der Topf sodann in Horizontallage gebracht. Nach 1—2 Tagen zeigten sämtliche Versuchspflanzen, deren Spitzen intakt geblieben waren, eine scharf rechtwinklige Aufbiegung, wobei die Krümmungsstelle ca. 3 mm unter der Spitze lag. Die normalen Vergleichspflanzen des gleichen Topfes dagegen hatten überhaupt noch nicht reagiert oder ließen in einigen Ausnahmefällen eine minimale stumpfwinklige Aufkrümmung erkennen. Erst nach 4—7 Tagen zeigten sie alle eine negative geotropische Reaktion, und zwar durchwegs in weit schwächerer Form als die enthaubten; in keinem Fall bestand eine scharf rechtwinklige Aufbiegung wie bei jenen[2]).

1) True, R. H., Notes on the physiology of the sporophyte of Funaria etc. Beih. z. bot. Zentralblatt XIX, 1906, S. 34.

2) True spricht l. c. S. 38 von einer „Eigenrichtung“ der jungen Sporophyten bei Mnium. Meine Erfahrungen an Funaria sprechen dagegen; beide Gattungen verhalten sich wohl unterschiedlich. Bei meinen Versuchen zeigten auch die normalen Seten bis zu den jüngsten Stadien hinab negativen Geotropismus.

Der Unterschied in der geotropischen Empfindlichkeit zwischen normalen und enthaubten Pflanzen zeigte sich also nicht allein in der Reaktions z e i t, sondern auch der Reaktions g r ö ß e. Ob diese Tatsache allein von der bei den enthaubten Pflanzen gesteigerten Wachstumsintensität abhängig ist, soll später erörtert werden. Hier wollen wir zunächst den weiteren Reaktionsverlauf der beiderlei Pflanzen verfolgen (s. Fig. 3).

Am 9. Tage nach Versuchsbeginn wies die Mehrzahl der normalen Pflanzen eine leichte Krümmung nach unten, also eine Umkehr der geotropischen Reaktion auf (s. das oben Gesagte). Von dieser Umkehr der Reaktion war bei den enthaubten auch in der Folgezeit nichts zu sehen, so daß also auch hier wie in allen früheren Enthaubungsexperimenten in der Vertikalstellung die Kapselkrümmung, einschließlich der Setenkrümmung, die wir nunmehr als eine positiv-geotropische bezeichnen können, unterblieb (s. Fig. 3 a und b).

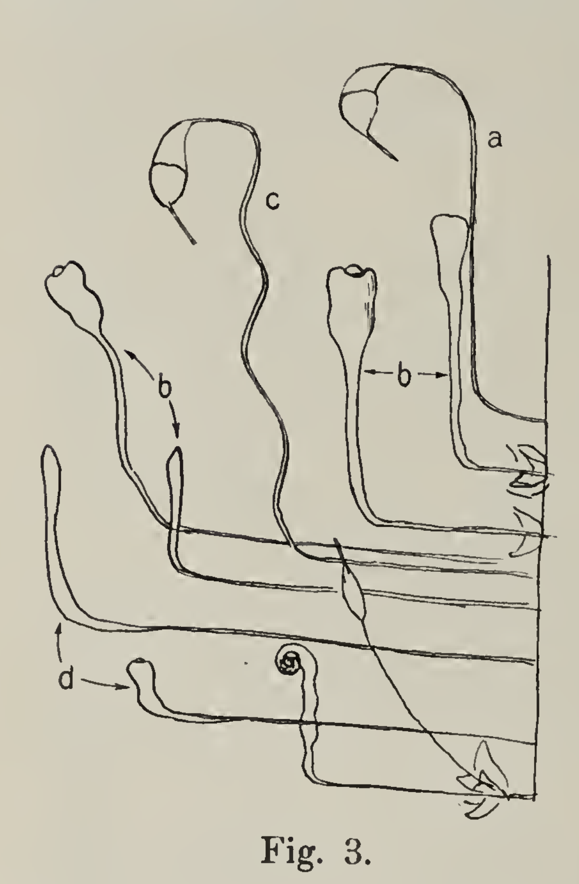


Fig. 3.

Die an diesem Versuch geschilderten Resultate fanden in zahlreichen anderen Bestätigung. — Von diesen seien hier nur die D u n k e l versuche erwähnt. Die Versuchsanordnung war folgende: Kleine Töpfe, die zum Teil normale, zum Teil im Dunkelzimmer enthaubte Pflanzen enthielten, wurden in Horizontallage unter einem Dunkelsturz in einem Schrank des Dunkelzimmers aufgestellt. Kontrolltöpfe standen in einem hellen Nordhaus, dessen Temperatur eine etwas höhere war als die des Dunkelzimmers. Das Resultat, nämlich die nach ca. 24 Stunden beginnende Aufkrümmung der enthaubten Pflanzen in die Vertikale, ist schon vorweggenommen; es sei hier nur noch bemerkt, daß sich an einem Topf, bei welchem die Ausgangslage der Pflanzen keine gleichmäßig horizontale gewesen war, deutlich erkennen ließ, daß die Horizontale als stärkste Reizlage wirksam, d. h. die Krümmung hier am schärfsten rechtwinklig war. — Längere Zeit hindurch, etwa bis zum Eintritt der positiv geotropischen Krümmung normaler Pflanzen, konnten diese Dunkelkulturen nicht fortgesetzt werden, da natürlich durch den Lichtmangel die Weiterentwicklung sehr bald gehemmt war. So konnten sie nur für die Aufkrümmung der Seten aus der Horizontalen den Beweis der Unabhängigkeit vom Licht erbringen, nicht aber für die Kapselbiegung.

Wir kehren nun zu der Frage zurück, ob und wie weitgehend die Verschiedenheit der geotropischen Reaktion normaler und haubenloser Pflanzen von der Verschiedenheit des Wachstums abhängig ist. Es konnte ja sein, daß nur ein rascheres Wachstum der durch das Enthaubungsexperiment aus ihrer Hemmung befreiten Pflanzen die raschere Reaktion im einen Falle ermöglichte und ein zeitigerer Stillstand des Längenwachstums im Gefolge davon die zweite, d. h. die positiv geotropische Krümmung unmöglich machte.

Zur Entscheidung dieser Frage wurden Wachstumsmessungen an normalen und enthaubten Pflanzen wagrecht gestellter Töpfe vorgenommen [1]), deren Resultate ich der Kürze halber nur zusammenfassend ohne Zahlen geben will.

Allerdings fand eine stärkere Zunahme des Längenwachstums bei den enthaubten Pflanzen in der ersten Woche — besonders deutlich am ersten Tage nach Versuchsbeginn — statt und konnte z. B. an einer im Dezember angestellten Versuchsreihe auch im Gesamtwachstum von 3 Wochen festgestellt werden. Doch wäre auch die Wachstumszunahme der normalen Pflanzen innerhalb einer Woche etwa bedeutend genug gewesen, um eine deutliche Aufwärtskrümmung herbeizuführen. In Einzelfällen hatten sie sogar das Wachstum von langsamer wachsenden enthaubten Pflanzen weit überholt, ohne auch nur in einem einzigen Falle die Reaktionsgröße der anormalen zu erreichen.

Alle bezüglichen Versuchsreihen erwiesen einwandfrei, daß es sich bei der Setenaufkrümmung aus der Horizontalen nicht etwa allein um eine durch langsameres Wachstum maskierte, sondern um eine tatsächlich bedeutend geringere geotropische Empfindlichkeit der normalen Pflanzen gegenüber den enthaubten handelte.

Dagegen zeigten die Messungen, daß zu einem Zeitpunkt, an welchem die normalen, aus der Horizontale aufgebogenen Pflanzen eine entgegengesetzte Abwärtsbewegung ausführten, die anormalen geschwollenen Seten nur mehr ein schwaches Längenwachstum aufwiesen, jedenfalls an Wachstumsgeschwindigkeit hinter den normalen weit zurückblieben. Von einem Wachstumsstillstand aber war auch hier keine Rede. Bei einer Reihe trat z. B. trotz durchschnittlichen Zuwachses von 4 mm an anormalen Pflanzen bei gleichzeitig ausnahmslos eintretender positiver Reaktion der normalen Pflanzen des gleichen Topfes keine Abwärtsbewegung ein.

1) Die Töpfe waren unmittelbar nach dem Enthauben eines Teiles der Pflanzen in Horizontallage gebracht worden.

Es unterbleibt also die positiv geotropische Reaktion der enthaubten Seten ebenso wie die der Kapseln selbst an den enthaubten Pflanzen.

Es sei hier noch bemerkt, daß bei den normalen Pflanzen die Bewegung mit dieser S-förmigen Krümmung noch nicht abschließt, sondern die horizontal gelegten Pflanzen insgesamt etwa 5 Wochen nach Versuchsbeginn wieder nach oben gewandt sind, um diesen Wechsel unter Umständen noch einmal zu wiederholen, vorausgesetzt, daß der Zeitpunkt der Setenkrümmung vor oder während der Kapselschwellung noch nicht erreicht ist (s. Fig. 3c). Zusammenfassend sei hier wiederholt:

Die Funariaseta ist im enthaubten Zustande viel stärker negativ geotropisch als im normalen. Auch nach erfolgter Schwellung — und diese kann schon viele Tage alt sein — ist der negative Geotropismus sehr ausgeprägt, wie Fig. 3d lehrt. Dagegen unterbleibt eine positive Ausgleichsreaktion, wie sie an den normalen eintritt.

Der aufrechte Wuchs enthaubter Kapseln, besser gesagt ihre Abweichung vom hängenden Typ ist also wohl durch das ausgesprochen negativ geotropische Verhalten der geschwellten Seta bedingt. — Ob zwischen der Dorsiventralität der normalen Kapseln und ihrem positiven Geotropismus eine direkte Beziehung besteht, geht bisher aus den Versuchen noch nicht hervor. Der Klinostatenversuch spricht dagegen, doch wäre dies Resultat noch zu überprüfen.

Daß die Kapseln von Funaria auch phototropisch empfindlich sind, wurde von True[1]) durch Versuche belegt und auch von Goebel[2]) verschiedentlich hervorgehoben. Versuche über den Lichteinfluß auf haubenlose Kapseln stehen meinerseits noch aus. Ich konnte bisher nur die Unabhängigkeit der Setenaufkrümmung vom Licht an Dunkelversuchen erweisen.

Versuche zur Kultur isolierter haubenloser Sporogone.

Es folgen nun Ergebnisse mehrerer Versuchsreihen, denen ganz andere Fragestellungen als bisher zugrunde lagen, wenn mich auch zu diesen Versuchen die erhöhte Wachstumsintensität der enthaubten Pflanzen animiert hatte. Zunächst wollte ich feststellen, ob sich Unterschiede in der Lebensfähigkeit isolierter Sporophyte sowie der Fähigkeit, zu regenerieren, zwischen normalen und durch Enthauben zu größerer Zellteilungsarbeit gereizten Seten beobachten lassen. Die Tatsache, daß isolierte

1) l. c.

2) Organogr. II, 2, S. 859/60.

Sporophyten in geeigneter Feuchtkultur sekundäres Protonema entwickeln, ist längst[1]) bekannt; daß dasselbe diploid ist und diploide Gametophyten erzeugt, ist von El. und Em. Marschal[2]) beschrieben worden.

Es zeigte sich nun, wie ich erwartet hatte, daß die enthaubten Seten in ganz anderem Maße „regenerierten" als die normalen, aber auch weit entwicklungsfähiger im isolierten Zustande sind als diese. Als außerordentlich günstiges Substrat für die Versuche erwies sich Knop-Agar. Meine Versuchsgefäße waren Petrischalen verschiedener Größe. (Filtrierpapier, das mit Nährlösung angefeuchtet war, sowie Sand und Erde erwiesen sich weit weniger brauchbar als Agar, weshalb im folgenden nur von den Agarkulturen die Rede sein wird.)

Bei den ersten Versuchen lagen die isolierten Sporophyte dem Agar auf. Es wurden verglichen:

a) Seten mit Hauben mit solchen, die
b) bei Versuchsbeginn enthaubt worden waren,
c) bereits einige Tage vorher enthaubt und angeschwollen waren,
d) schon mehrere Wochen vorher durch Hochziehen und Zurückschieben der Hauben angeschwollen und bei Versuchsbeginn der Hauben beraubt worden waren.

In a, b und c befanden sich ganze und ein- bis mehrfach zerschnittene Seten; d enthielt nur geteilte Seten.

Im Verlauf von einem Monat ließen sich folgende Beobachtungen anstellen:

1. Der Unterschied in der geotropischen Reaktion, der oben für normale im Gametophyten steckende Sporophyten geschildert wurde, trat bei den isolierten noch stärker hervor. Die Setenspitzen von b waren am Tage nach Versuchsbeginn steil rechtwinklig aufgerichtet, wobei sich ein minimaler Unterschied zwischen den ganzen Seten und den Setenstücken — von welchen selbstverständlich nur die Spitzenstücke wachstums- und daher reaktionsfähig waren — zeigte, indem die ganzen Seten schon nach 24 Stunden rechtwinklig aufgebogen, zum Teil sogar überkrümmt waren, während die Stücke erst nach weiteren 1—2 Tagen vollständig die Vertikale erreicht hatten. — Gleichzeitig war bei den Pflanzen von a nur eine ganz schwache Aufkrümmung, und zwar nur bei einem kleinen Teil der Pflanzen zu bemerken, die sich auch im weiteren Verlauf des Versuchs, offenbar infolge von Wachstumshemmung, nicht verstärkte. Bei c und d trat überhaupt keine negativ geotropische

1) Correns, Vermehrung der Laubmoose, S. 421.

2) El. u. Em. Marchal: Aposporie et sexualité chez les mousses. Bruxelles 1907. (Extr. d. Bull. de l'Acad. roy. de Belg. Nr. 7, 1907).

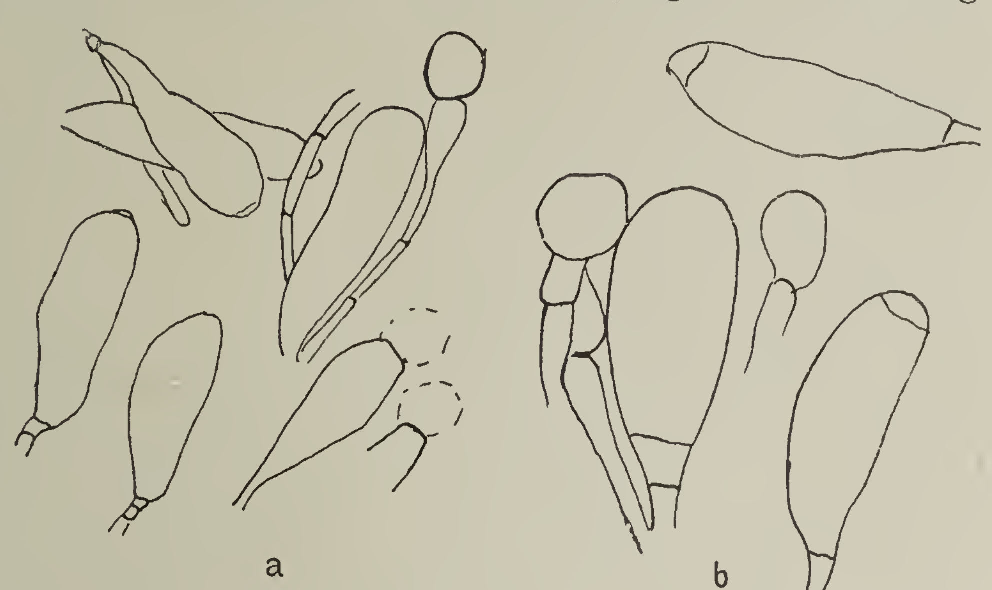
Reaktion ein, anscheinend ebenfalls infolge einer Hemmung des Längenwachstums.

2. Während die normalen Seten von a innerhalb von 7 Wochen, nach welcher Zeit die Kultur wegen Veralgung vernichtet wurde, keine beginnende Kapselentwicklung aufwiesen, gelangte die Hälfte der isolierten Pflanzen von b — bei Versuchsbeginn enthaubt! — nach 5—6 Wochen zur Kapselbildung, und zwar zeigte sich kein Unterschied zwischen den verkürzten und den ganzen Seten in der Wachstumszunahme oder in der Kapselbildung. Auch in Kultur d, wo die Pflanzen alle mehrfach geteilt, die Spitzenstücke also sehr klein waren, war unter 7 Pflanzen an 1 Kapselneubildung, an 2 Kapselwachstum bwz. -Reifung zu beobachten. — Es ist also hier die größere Widerstandsfähigkeit der haubenlosen Pflänzchen im isolierten Zustande bei Feuchtkultur zu betonen, während ja bei normaler Abhängigkeit vom Gametophyten die behaubten viel mehr geschützt sind. Hier handelt es sich um Widerstandsfähigkeit der nach Notreife strebenden Sporophyten gegenüber Veralgen und Verpilzen, dort in erster Linie um Widerstandsfähigkeit gegen Lufttrockenheit, zu starke Besonnung usw.

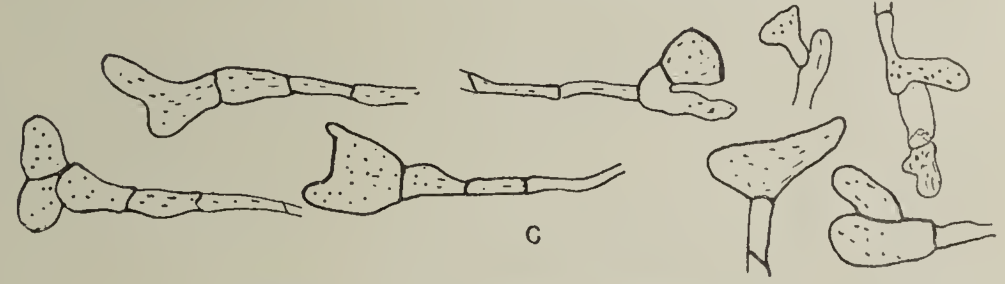
3. Unterschiede im Regenerationsvermögen: Die normalen Pflanzen, die teils ganz, teils halbiert in meinen Versuchen verwendet wurden, brachten im Verlauf von einem Monat auf Agar nur am unteren Ende des Setafußes sowie der Ringstelle, wo der Fuß der Vaginula vorher dicht angepreßt war, Protonema hervor, also nur an Stellen, wo beim Herausziehen der Seten aus den Scheidchen minimale Zellfetzen des Gametophyten mit dem Sporophyten mitgerissen sein konnten. An den Schnittflächen, wo nach den sonstigen Erfahrungen Protonemabildung zu erwarten war, unterblieb sie während dieser Zeit. Ganz ähnlich war das Resultat bei den zu Versuchsbeginn enthaubten Seten, die ein starkes Streben nach Notreife aufwiesen.

Reichliche Protonemabildung, und zwar einwandfrei vom Sporophyten ausgehend, zeigten dagegen die Pflanzen von c und d. Bei den ganzen Pflanzen war die Setaspitze bevorzugt, bei den mehrfach geteilten Seten die obere Schnittfläche des zweiten Stückes (von der Spitze aus gerechnet). Doch fand sich auch reichlich Chloronema an den unteren Schnittflächen des ersten Teilstückes. Der Unterschied zwischen den Pflanzen von b und denen von c und d ist wohl darauf zurückzuführen, daß bei jenen die Wachstumsenergie auf die Weiterentwicklung des Sporophyten verwandt wurde, wozu offenbar der Enthaubungs-„reiz“ Veranlassung gab, während hier die gesteigerte Zellteilungstätigkeit bereits wieder abgenommen hatte.

4. Man erhält auf Knop-Agar an dem aus dem Sporophyten stammenden Protonema sehr leicht auch Gametophyten, die normal und üppig wachsen, ohne daß man sie auf Erde bringt. Die ersten apospor erzeugten Moospflänzchen traten bei d auf, und zwar nach etwa 1 Monat, während bei c und b erst 10 Tage später beblätterte Knospen sich zeigten. Das üppige Wachstum von Chloronema, von Rhizoidbüscheln und von jungen Pflänzchen[1]) wurde nur in geringem Maße von Algen beeinträchtigt, während die normalen Seten mit ihrem spärlichen Protonema nach ca. 6 Wochen an Veralgung zugrunde gingen. An Zweigkulturen, die wiederholt auf neuen Knop-Agarböden von den aposporen Gametophyten von d gemacht wurden, waren ca. $^1/_2$ Jahr nach Versuchsbeginn (im Oktober) kräftige Antheridienstände gebildet worden. Fig. 4 b stellt Antheridien daraus in ihrem Größenverhältnis zu normalen reifen Antheridien (4 a) dar und bestätigt die Angabe von El. und Em. Marchal[2]), daß sich die Größen haploider und diploider Antheridien etwa wie 2 : 3 verhalten, während ich an den Dimensionen der Blätter und der ganzen Pflänzchen keine deutlichen Unterschiede wahrnehmen konnte. Archegonien traten erst mehrere Monate später auf, sie entsprachen in der Größe den Antheridien. Die Paraphysen zeigten vielfach anormale Gestalt[3]) s. Fig. 4 c.



Hapl. Antheridien. Dipl. Antheridien.



Paraphysen aus dipl. Kulturen.

Fig. 4.

1) Die Rhizoiden, ja selbst beblätterte Pflänzchen — etwa bei Umkehrung von Petrischalen — vermögen den Agar mühelos zu durchdringen; letztere erleiden dabei nur geringe Hemmung in ihrer Entwicklung und unbedeutende Torsionen.

2) Aposporie et sex. etc. II. (1909).

3) Ähnliche Gestaltsveränderungen an Paraphysen werden von J. Schweizer, Flora, Bd. 116, Heft 1/2, S. 40 für Splachnum sphaericum angegeben.

Die hier beschriebenen Resultate waren an jungen Sporophyten gewonnen worden, die alle schon eine beträchtliche Größe im Augenblick der Isolierung aufwiesen, durchschnittlich wohl 1—1 $^1/_2$ cm Höhe erreicht und infolgedessen bereits verdickte Außenmembranen hatten. Im folgenden seien die hiervon abweichenden Erscheinungen bei Kultur sehr jung isolierter Sporophyten (Embryonen) auf Agar erwähnt. Es handelt sich hierbei um Seten, deren Länge bei Versuchsbeginn zwischen 3 und 9 mm schwankte. Mit Hilfe des Präpariermikroskops waren sie aus der Blattumhüllung und, soweit sie haubenlos zum Versuch dienten, aus der Scheide herauspräpariert worden. Es zeigten sich Unterschiede, je nachdem die isolierten Embryonen auf den Agar gelegt oder senkrecht in den Agar gesteckt wurden. Erstere brachten etwa nach 10 Tagen an den geschwollenen Setaspitzen sehr reichlich Chloronema hervor. Nur an einer Pflanze, die bei Versuchsbeginn etwa 8 mm groß gewesen war und die eine über ein längeres Stück ausgedehnte Setenschwellung und sehr starkes Längenwachstum, schließlich im Verlauf von 9 Wochen eine wohlausgebildete Kapsel mit auffällig stark entwickeltem Deckel aufwies, zeigte sich keine Chloronemabildung. Bei den im Agar steckenden Seten aber trat an der Basis und meist nur an dieser, also im Agar, Chloronema sehr viel später auf. Es kam allerdings auch innerhalb von 8—9 Wochen zur Bildung mehrerer Pflänzchen. Dagegen war die rasche Entwicklung der Kapseln resp. das Streben nach Notreife bei diesen Pflanzen noch viel augenfälliger; denn schon nach 4—5 Wochen zeigte sich deutlich eine starke Kapselentwicklung an den 1—1 $^1/_2$ cm langen Seten. All diese notreifen Kapseln hatten ziemlich radiäre Ausbildung, waren natürlich sehr viel kleiner als normale äußerlich reife Kapseln und hatten in der Regel sehr gut entwickelte Deckel. Besonders häufig war eine Form mit deutlicher Einschnürung unter der Kapsel (s. Fig. 5).

An aufliegenden Embryonen, deren Fuß abgeschnitten worden war, trat die Kapselabschnürung noch beschleunigter als in den bisher beschriebenen Fällen ein, und wiederum zeigte sich als häufigste Form die in Fig. 5 dargestellte.

An liegenden Seten, deren Spitzen abgeschnitten worden waren, trat schon nach 6 Tagen reichlich Chloronema auf, wobei jedesmal der Fuß der Seten abstarb, da ihm offenbar die Nährstoffe entzogen wurden.

Die hier geschilderten kleinen Notreife-Kapseln wurden anatomisch untersucht und ergaben hierbei folgende Tatsachen: Es ist überall ein Archespor, wenn auch teilweise vermindert, dem ganz primitiven Bau dieser Kapseln entsprechend, angelegt; die Kolumella

ist nirgends durch eine Luftschicht isoliert und ist oft weit in den Deckel hinein verlegt. — Die Einengungszone zwischen der geschwollenen Seta und der Kapsel besteht aus meristematischen Zellen.

Ob diese notreifen Kapseln lebensfähige Sporen hervorbringen können, wurde nicht untersucht.

Auf alle Fälle ist eine weitgehende Selbständigkeit des Sporophyten in diesen Versuchen zutage getreten, freilich nur an den enthaubten Exemplaren. Sie entwickelten sich von einer Länge von ca. 7 mm bis zu einer Länge von 1—1,5 cm und erlangten eine im wesentlichen normale, wenn auch reduzierte Kapsel. Die normal behaubten isolierten Sporophyten dagegen kamen nicht zur Kapselbildung, entgegen den Ergebnissen Goebels an Catharinea[1]), der vermutlich mit bedeutend älteren Sporophyten experimentiert hatte. (Verschiedenes Verhalten der verschiedenen Moosarten kann selbstverständlich auch Ursache der entgegenstehenden Resultate sein.)

Die Ergebnisse vorliegender Untersuchungen seien folgendermaßen zusammengefaßt: Die Schwellung der Seta, die durch Entfernen der Haube in Erscheinung tritt, unterbleibt, wenn die abgezogene Haube unmittelbar nach dem Entfernen wieder so weit auf die Seta geschoben wird, daß das Stielmeristem in den engen Haubenhals zu liegen kommt. Diese Hemmung des Dickenwachstums der Seta durch die Haubenenge ist vermutlich auch für die normale Sporophytausbildung bestimmend, so daß für die Erklärung der „Anormalität“, wie sie durch das Experiment ausgelöst wird, kein besonderer Reiz anzunehmen ist, nur die Aufhebung dieser Hemmung.

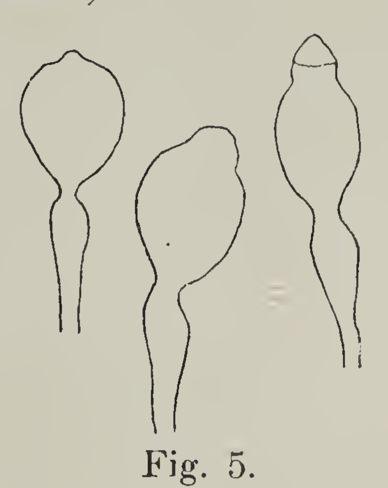


Fig. 5.

Experimentelle Verschiebung der Setenspitze aus dem engen in den bauchigen Teil der Haube hat eine begrenzte Schwellung der Seta zur Folge, die sich je nach dem Zustand des Sporophyten und je nach den Außenbedingungen über ein kleineres oder größeres Stück erstreckt. In allen Fällen, in denen diese Schwellung vor der Kapseldifferenzierung abklingt, bleibt sie ohne Einfluß auf die Ausbildung des Sporogons, d. h. die Kapseln dieser Pflanzen nehmen hängende und dorsiventrale Gestalt an wie die normalen im Gegensatz zu den völlig enthaubten Pflanzen.

Die haubenlosen Sporophyten — Pflanzen im Zustand des Schwellens wie solche, die bereits längere Zeit geschwellte Seten haben — unter-

1) Goebel, Organ. II, S. 536.

scheiden sich in ihrem geotropischen Verhalten wesentlich von den normalen. In Horizontallage gebracht, krümmen sie sich viel rascher und intensiver in die Vertikale. Während sich die normalen Pflanzen nach kurzer Zeit hingegen positiv geotropisch krümmen, wohl durch eine autonome Ausgleichskrümmung, und dieser Wechsel zwischen negativ und positiv sich auswirkendem Geotropismus in mehrfacher Folge stattfinden kann, bleiben die anormalen geschwellten Pflanzen negativ geotropisch in der Vertikale fixiert.

Es gibt dies auch eine Richtlinie zur Beurteilung der radiären Kapselausbildung bei den experimentell erzeugten Pflanzen im Vergleich zur dorsiventralen bei den normalen. D. h. soweit die Nichtberücksichtigung der Lichteinwirkung einen Schluß zuläßt, ist anzunehmen, daß die Abänderung des geotropischen Verhaltens mit der Abänderung der Symmetrie in kausalem Zusammenhang steht.

Mit der gesteigerten Zellproduktion und gesamten Wachstumsenergie infolge der Enthaubung hängt eine gesteigerte Widerstandsfähigkeit bei Isolierung des Sporophyten vom Gametophyten zusammen, so daß es bei enthaubten Exemplaren im Gegensatz zu normalen gelang, Embryonen von 7 mm Länge isoliert zur Weiterentwicklung und einer Art Notreife der Kapseln zu bringen.

Zum Gelingen all der geschilderten Versuche ist natürlich eine beträchtliche Luftfeuchtigkeit notwendig, da die enthaubten Pflanzen in ihrer Meristemzone gegen Trockenheit sehr viel empfindlicher sind als die durch die Hauben geschützten normalen Pflanzen. Bei Betrachtung der Zahlen (Längenmaße und Zeitdauer) vergegenwärtige man sich daher immer, daß es sich um Pflanzen handelt, die in feuchtem Raume kultiviert wurden.

Herrn Geheimrat von Goebel, in dessen Institut vorliegende Versuche angestellt wurden, sei auch an dieser Stelle für die gütige Gewährung der Arbeitsmöglichkeiten und für sein stetes Entgegenkommen der ergebenste Dank ausgesprochen.

München-Nymphenburg, Botanisches Institut.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. SECHZEHNTER BAND

(DER GANZEN REIHE 116. BAND)

VIERTES HEFT

HERAUSGEGEBEN VON

DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 17 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAFEL



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1923

Die „FLORA“ oder „Allgemeine botanische Zeitung“ erscheint in zwangloser Folge. Je 4 Hefte bilden einen Band.

Inhaltsverzeichnis.

Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Von Dr. **K. Goebel,** Prof. an der Universität München. Zweite, umgearbeitete Auflage. Drei Teile.

I. Teil: **Allgemeine Organographie.** X, 514 S. gr. 8⁰ 1913 z. Zt. vergriffen

II. Teil: **Spezielle Organographie.** Archegoniaten. Zwei Hefte. (Bryophyten Pteridophyten). Mit 731 Abbild. im Text. XII und XVII, S. 512—1208. 1915 und 1918 Gz. 16.75

III. Teil: **Spezielle Organographie der Samenpflanzen.**

1. Heft: Vegetationsorgane. Mit 220 Abbild. im Text. 284 S. gr. 8⁰ (S. 1209—1492 des ganzen Werkes) 1922 Gz. 9.—

2. Heft: Die Blütenbildung der Samenpflanzen. Mit 140 Abbild. im Text. 200 S. gr. 8⁰ (S. 1493—1692 des ganzen Werkes) 1923 Gz. 5.—

3. Heft: Die Sporangien der Angiospermen. Mit 71 Abbild. im Text. 95 S. gr. 8⁰ (S. 1593—1789 [Schluß] des ganzen Werkes) 1923 Gz. 3.—

Einbanddecke (Halbleinen) zu Teil III Gz. 1.—

Naturwissenschaftliche Wochenschrift, 1916, Nr. 24: Von Goebels Buch gilt im eigentlichen Sinne, daß es in keiner botanischen Bibliothek fehlen solle, wie es ja tstsächlich kaum in einer fehlt. Es gibt trotz des bewußten Verzichtes auf jede Zusammentragung, der alles und jedes zu sammeln das höchste Ziel ist, wegen des Reichtums der eigenen Beobachtungen und Erfahrungen die wichtigste Quelle, die uns in der pflanzlichen Morphologie fließt. Man findet nicht viele Bücher von dem Umfange des Goebelschen, die so eng mit dem Autor verwachsen sind, ein so starkes persönliches Gepräge tragen. Mit der Sicherheit eines Herrschers, der seinen Titel aus einer umfassenden, ins einzelne wie ins allgemeine dringenden Forschertätigkeit herleitet, wird das Gesamtgebiet der Pflanzengestalten geschildert, die Organographie, wie Goebel diesen Zweig der Pflanzenkunde nennt. Miehe.

Erblichkeit und Chromosomen. Eine gemeinverständliche Darstellung. Von Dr. **Theo. J. Stomps,** Prof. d. Bot. an d. Univers. Amsterdam. Aus dem Holländischen ins Deutsche übersetzt von Dr. Paul von Dall'Armi. Mit 24 Abbild. im Text (nach Zeichnungen des Verf.). VIII, 158 S. gr. 8⁰ 1923 Gz. 3.50

Inhalt: Einleitung. — I. Chromosomen. 1. Der Bau des Protoplasten. 2. Die Zell- und Kernteilung. 3. Die Reduktionsteilung. — II. Erblichkeit. 1. Die stofflichen Träger der erblichen Eigenschaften. 2. Die Lokalisation der erblichen Eigenschaften. — III. Die Chromosomen, die stoffliche Basis der Erblichkeit. 1. Beobachtungen über die Bedeutung des Kernes im Leben der Zelle. 2. Die Untersuchungen von Th. Boveri über Bastardierung und Merogonie bei Seeigeln. 3. Die Versuche von C. Herbst über künstliche Parthenogenese, gepaart mit Bastardierung. 4. Die Untersuchungen von Th. Boveri über doppelte Befruchtung bei Seeigeln. 5. Chromosomen und Geschlecht. 6. Chromosomen und Mendels Regeln. — Schlußwort. Register.

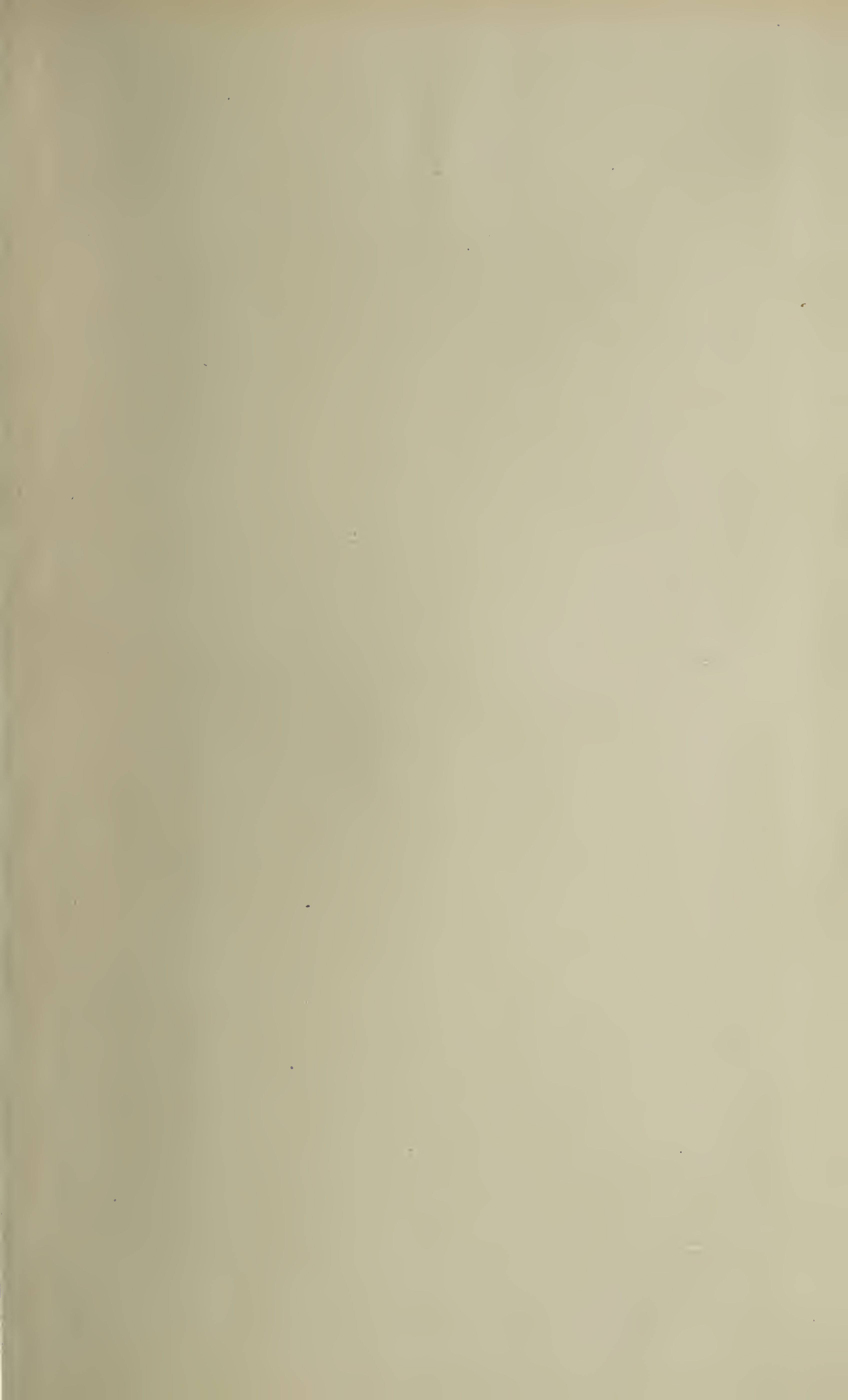
Was die letzten Jahre über die Bedeutung der Chromosomen als der stofflichen Basis der Erblichkeit gelehrt haben, ist nicht nur für die Wissenschaft, sondern auch für die Allgemeinheit von größtem Interesse. Da es verhältnismäßig schwierig ist für den gebildeten Laien, sich über diesen Fortschritt der Wissenschaft zu informieren, hat es der Verfasser unternommen, dem Leser das in einfachen Worten klar zu machen, was sich als das Wichtigste auf dem genannten Gebiet ergeben hat.

Die Vererbungslehre in gemeinverständlicher Darstellung ihres Inhalts. Von Dr. **Johannes Meisenheimer,** ord. Prof. der Zoologie an der Universität Leipzig. Mit 49 Abbild. im Text. V, 131 S. gr. 8⁰ 1923 Gz. 3.50, geb. 5.—

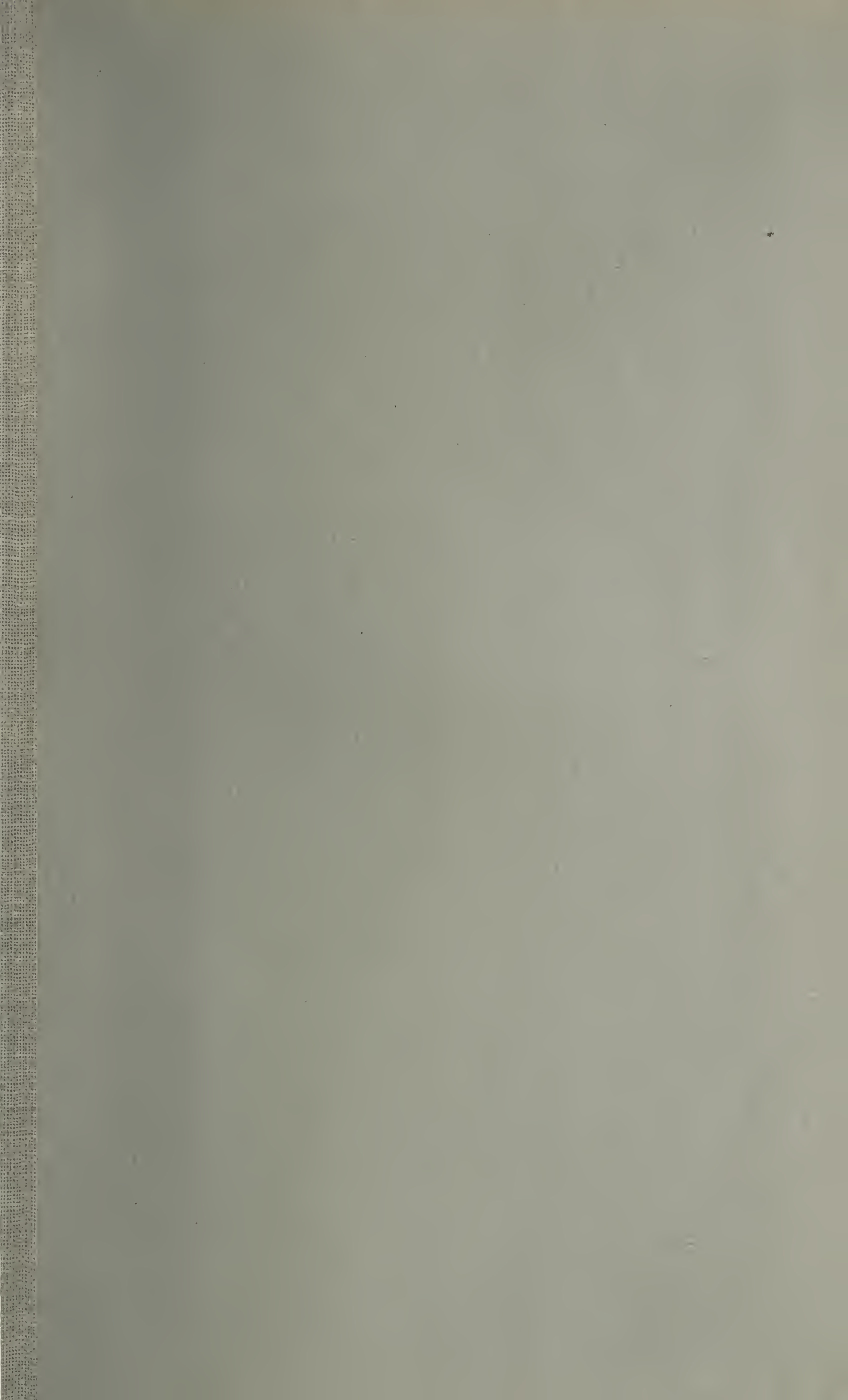
Inhalt: 1. Die Zelle als Träger der Vererbung. — 2. Begriffe und Methoden der modernen Erblichkeitslehre. — 3./4. Die Formen der Vererbung im Zuchtexperiment: a) Grundsätzliche Tatsachen. b) Theoretische Vorstellungen. — 5. Die Vererbung des Geschlechts und seiner Kennzeichen. — 6. Die allgemeinen Vererbungstheorien und das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften. — Sachregister.

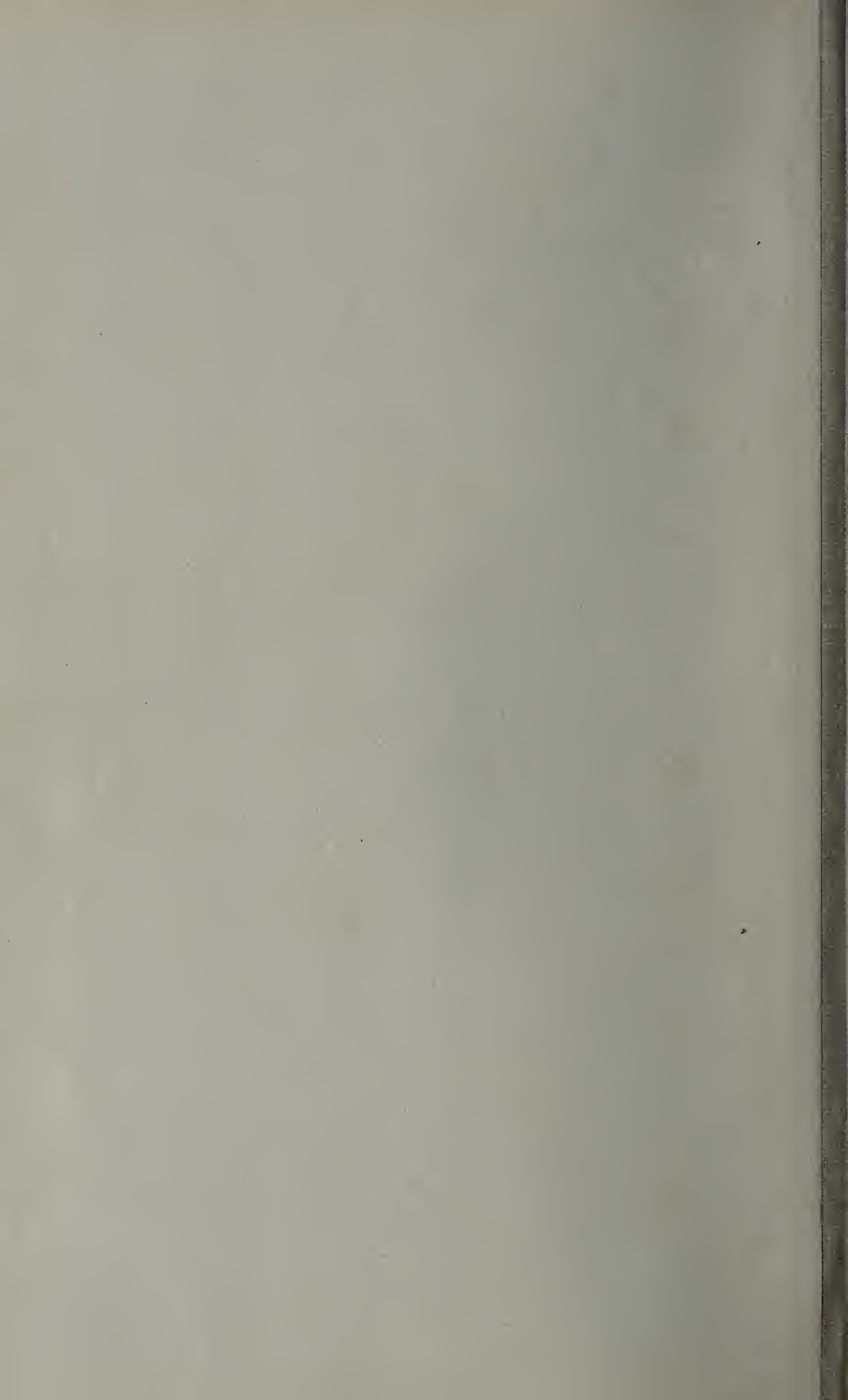
Der Ursprung dieser gemeinverständlichen, streng objektiven Darstellung der modernen Vererbungslehre liegt in einer Reihe von Vorträgen, die wohl an recht verschiedenartige Kreise sich wandten, stets aber einen mit den Grundbegriffen moderner Bildung vertrauten Zuhörer zur Voraussetzung hatten. Es ist ernste und reine Wissenschaft, die hier geboten wird, nicht populär gemachte Wissenschaft. Es sollte nicht Wissenschaft den Stoff zu einer bequemen Unterhaltungslektüre hergeben, sondern ernstliche Gedankenarbeit soll das Lesen jeder Zeile dieses kleinen Werkes begleiten. Das ist aber auch die einzige Anforderung, die an den Leser gestellt wird, nichts von speziellen Kenntnissen biologischer Wissenschaft braucht der Leser mitzubringen.

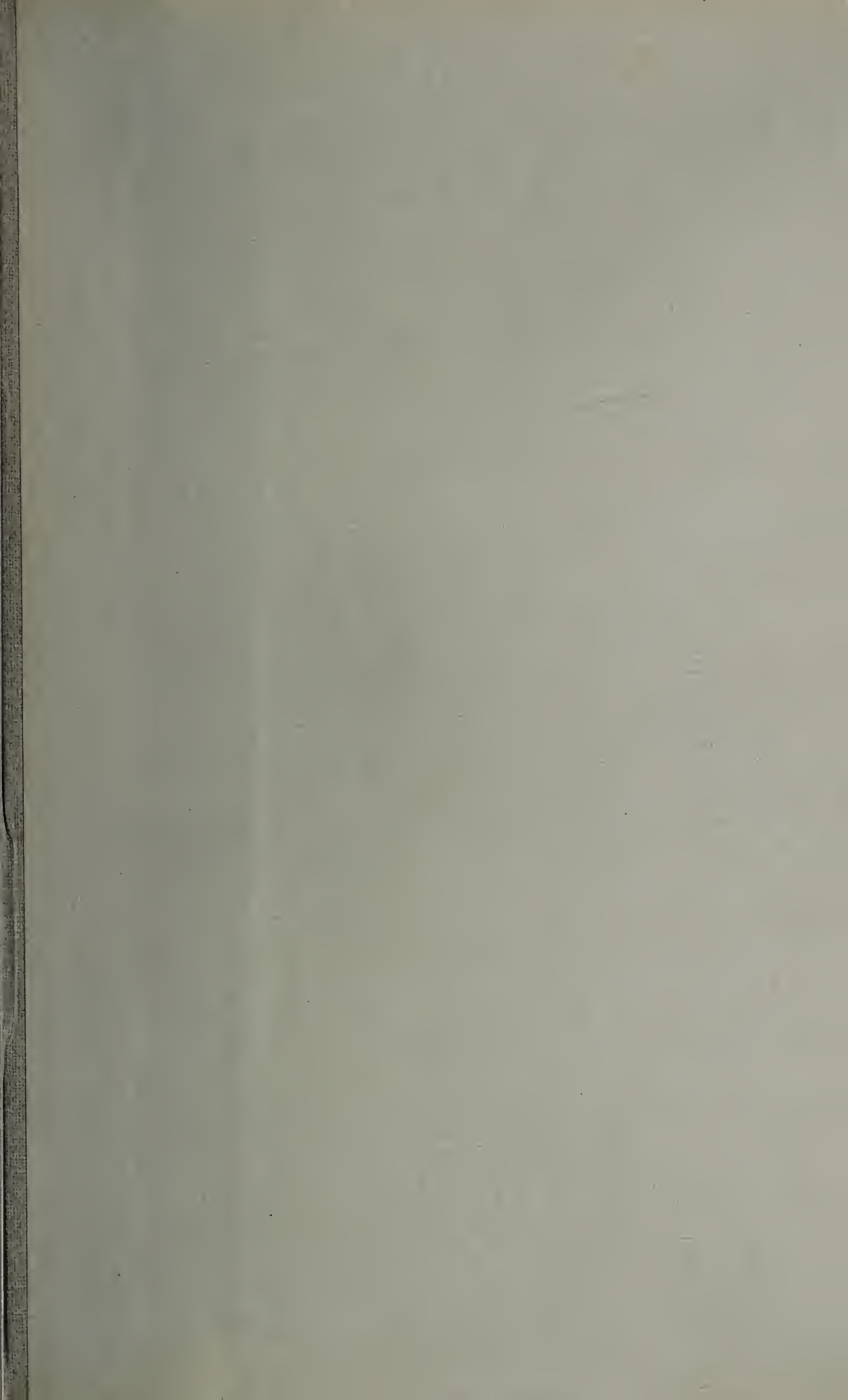
Ant. Kämpfe, Buchdruckerei. Jena.

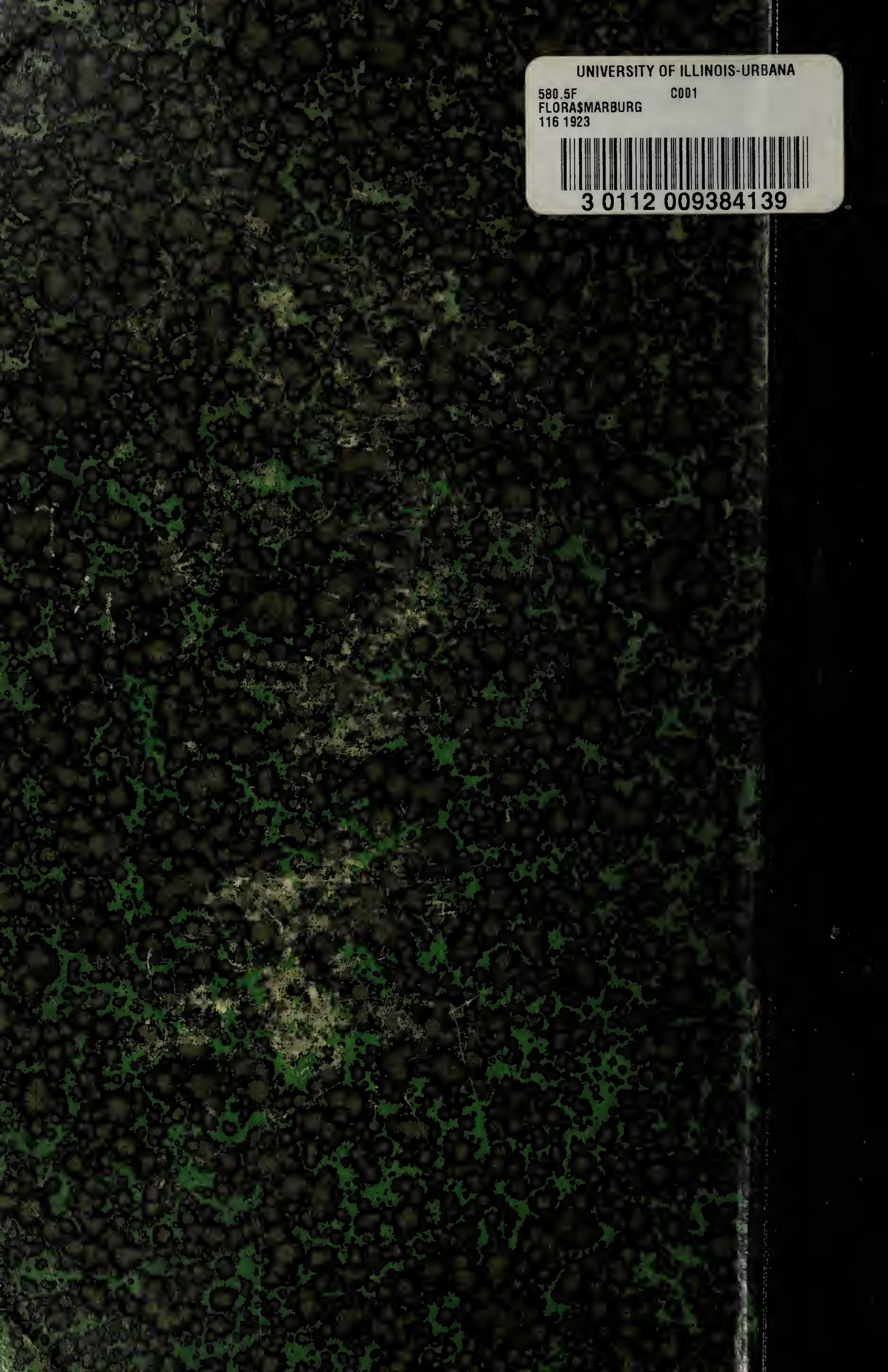











UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
580.5F C001
FLORA$MARBURG
116 1923
3 0112 009384139